©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Fortpflanzungstüchtigkeit (Phyletische Potenz) des Fremdbefruchters

Nach Versuchen mit drei Formen des *Alectorolophus hirsutus* (Lam.) All.

Von Adolf Sperlich

(Aus den Botanischen Anstalten der Universität Innsbruck)

Inhalt.

	Seite
1. Phyletische Potenz	1
2. Der Gang der Untersuchung: die Versuchspflanzen	5
3. Die Eigenleistung (Autergie) auf natürlichem Standort erwachsener Individuen der drei Versuchsformen	13
a) die Wiesenform	15
b) die Ackerform	20
c) die Spätform	22
4. Autergisch geprüfte Ergebnisse der Befruchtung von Ackerform-Individuen mit aufbewahrtem Pollen der Wiesenform	25
5. Unterbrechung geitonogam erzeugter Linien durch fremden Blütenstaub bekannter Herkunft und Weiterkultur nach voller Freigabe der Bestäubung	35
6. Befruchtung der Spätform mit Pollen von Frühblühern, besonders der Ackerform	45
7. Gestaltung und Bewertung der geitonogam entstandenen Nachkommenschaft aus Samen der mit Ackerformpollen bestäubten Spätform	55
8. Die Eigenleistung der Verbindung Spätform × Ackerform bei mitwirkender Wiesenform	61
9. Reziproke Verbindungen	66
10. Zur Frage der Verallgemeinerung der Ergebnisse	69
11. Zusammenfassung	70

1. Phyletische Potenz.

So nannte ich erstmalig 1919 die graduell unterscheidbare Fähigkeit einjähriger pflanzlicher Individuen, lebens- und fortpflanzungsfähige Folgegenerationen zu schaffen und damit die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Weiterexistenz der Art zu gewährleisten. Veranlassung hiezu gab mir die Aufklärung der zunächst unverständlichen Keimungsverhältnisse des im Frühling blühenden einjährigen Wiesenschmarotzers *Alectorolophus hirsutus* All., des behaarten Klappertopfs[1], von dem selbst bei Auswahl der fruchtbarsten Pflanzen aus einem lebensfreudigen Bestande und bei Verwendung erlesenen Saatgutes Nachkommen nur dann erhältlich sind, wenn in Massen gesät wird. Diese Erfahrung hatte an grünen Rinanthoideen ganz allgemein schon Heinricher (zusammenfassende Darstellung 1917, 1922) bei seiner ausgedehnten und erfolgreichen Erforschung des Lebens schmarotzender Samenpflanzen gewonnen.

Durch isolierte Heranzucht von vier stets geitonogam erzeugten Generationen der Art bei möglichst günstigen und möglichst gleichmäßigen Außenbedingungen aus zu verschiedenen Zeiten entnommenen Kapseln eines natürlichen Bestandes konnte zunächst festgestellt werden, daß sich nur die Deszendenz der frühesten Ernte in der vierten Generation lebens- und fortpflanzungsfähig erhält. Durch entsprechende Heranzucht der Generationen aus Kapseln verschiedener Stellung im traubig-ährigen Fruchtstande des Individuums konnte die Fruchtstandmitte als ergiebigste, vielfach ausschließliche Quelle der Fortpflanzung erkannt werden. Der Vergleich der Deszendenz einzelner Individuen aus natürlichen Standorten ergab (1923) selbst bei Selektion des äußerlich Gleichmäßigsten und Besten die größte Mannigfaltigkeit. Aus dem individuell verschiedenen Grade der phyletischen Potenz dieser Pflanzen durfte auf Grund der Zuchterfahrungen auf verschiedene Herkunft geschlossen werden. Vollkeimung der Samen aus potenten Nodien potenter Individuen ist möglich, vollwertige und gleichmäßige Entwicklung aller daraus erwachsenden Pflanzen niemals. Die Art erhält sich durch einzelne zeit- und ortgerecht entstandene Individuen des Bestandes. Fehlen diese, so verödet der Standort selbst bei zeitweise üppigster Besiedelung.

Beginnende Schwächung der phyletischen Potenz äußert sich am Individuum selbst gar nicht, wohl aber wird sie durch Herabsetzung des keimenden Anteils und durch Keimverzug seiner äußerlich gesunden Samen erkennbar; zunehmende Grade der Schwächung werden jedoch immer auf-

[1] Von diesem formenreichen, sehr verbreiteten grünen Halbschmarotzer, der in Band VI/1 der G. Hegischen Flora, Seite 104—105, eingehend besprochen ist, hat die am Frühlingsflor unserer Tal- und Mittelgebirgswiesen stark beteiligte Wiesenform die Untersuchung der Fortpflanzungstüchtigkeit angeregt. Die Merkmale dieser Form und die Tracht zweier weiterer zum Vergleich herangezogener Formen sind auf Seite 7—10 der vorliegenden Arbeit geschildert.

fälliger. Sie äußern sich durch eine sich vergrößernde Zahl der schon in der Kapsel oder im Keimbett absterbenden Samen, durch entwicklungsunfähige Keimlinge, durch nicht blühfähige, nicht fruchtende oder unfruchtbare Nachkommen und spätestens durch solche, die restlos keimunfähige Samen erzeugen. Die herabgesetzte oder gar fehlende generative Leistung ist mitunter mit starker vegetativer Kraftentfaltung verbunden. Riesen sind phyletisch ebenso wertlos wie Zwerge, für die Erhaltung der Art ist nur die Normalpflanze mit wohlausgeglichenem Verhältnis zwischen vegetativer und generativer Leistung, zwischen Wuchs- und Blühhormonen, wie wir heute sagen können, von Bedeutung.

Jedem lebens- und fortpflanzungsfähigen Individuum kommt ein bestimmtes Maß phyletischer Potenz zu. Wird die Samenbildung künstlich eingeengt oder erliegt in freier Natur die Befruchtung irgendwelchen einschränkenden Bedingungen, so wird, dem kleineren Verteiler entsprechend, der phyletische Wert der zeit- und ortgerecht gebildeten Samen erhöht. Auch Wertverschiebungen im Fruchtstande sind durch diese Eingriffe erzielbar, sie gelingen jedoch niemals vollkommen. Nach erfolgter Befruchtung ist jeder Eingriff in den Blütenstand wirkungslos.

Die Samen keimen bei Keimversuchen im Laboratorium alljährlich nur in einer von Dezember bis März reichenden Keimperiode, die Höchstzahl wird von Samen wertvoller Individuen um die Jahreswende erreicht. Keimverzug ist bis in den Mai möglich, darüber hinaus im gleichen Jahre nicht mehr. Erst im nächsten Jahre, also im zweiten Jahre nach der Ernte, oder gar im dritten oder vierten Folgejahre keimen solche Samen, und zwar immer zwischen Dezember und März, spätestens im Mai. Die von der Ernte zur Keimung, also vom Frühsommer zum Spätherbst, Winter oder folgenden Frühling, sich erstreckende Samenruhe habe ich infolge ihrer weitgehenden Unbeeinflußbarkeit (1919 b) als zum Charakter der Art gehörend erkannt und daher spezifisch genannt. Heute wissen wir dank den Untersuchungen E. Bünnings und seiner Mitarbeiter (1948, 1949), die im Anschluß an die Bearbeitung des Problems der endogenen Rhythmik durchgeführt wurden, daß hinsichtlich der Keimkraft der Samen drei Pflanzengruppen zu unterscheiden sind: 1. Pflanzen mit Samen ohne endogene Ruheperiode (Nachreife), 2. Pflanzen mit Samen einfacher Nachreife und 3. Pflanzen mit mehreren Perioden endogener Samenruhe. Danach würde bei flüchtiger Beurteilung unser Alectorolophus zur artenreichen 3. Gruppe von Pflanzen mit Samen mehrmals wiederkehrender Keimbereitschaft zu zählen sein, wenn diese durch ein oder mehrere Jahre dasselbe Saatgut beträfe. Dem ist jedoch nicht so. Das Alectorolophus-Individuum trägt vielmehr durchwegs entsprechend der 2. Gruppe Samen mit einfacher, aber zeitlich verschieden ausgedehnter Nachreife. Es führt nebeneinander Samen bestimmt ausgedehnter Nachreife in wechselndem Verhältnis der Ernte zu. Hierüber und über die zielsetzende Jahreszeit wird noch einiges zu sagen sein. Daß die Nachreife an sich die Keimung fördern kann, ist für Kulturgewächse schon öfters nachgewiesen worden und hat bei Haferhybriden durch L. P. V. Johnson (1935) eine genetische Analyse erfahren, die von E. H. Toole und F. A. Coffmann (1940) bei der Begründung der von ihnen aufgedeckten Samenruhevariationen des Wildhafers verwertet wurde und neben der Wirkung von Außenfaktoren zur Annahme von Populationen mit Linien verschiedener Samenruhe geführt hat.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wie Alectorolophus-Individuen mit Samen zwei- und mehrjähriger unbeeinflußbarer Ruhe phyletisch zu bewerten seien, blieb mir zunächst ebenso unentschieden wie der Wert der Deszendenz solcher Samen. Wohl aber konnten von mir, begründet durch das Auftreten und die Zunahme von Samen mehrjähriger Ruhe in reinen Linien, Früh- und Spätkeimung als Erbfaktoren mit einiger Berechtigung hier ausgeschlossen werden.

Die Erkenntnis der Abhängigkeit des phyletischen Wertes eines Individuums von der Zeit seiner Entstehung, der Stellung der Frucht im mütterlichen Fruchtstande und von der Zahl der Geschwister befriedigt aber nicht restlos. Sie ist durch isolierte Heranzucht von Generationen gewonnen, die zur Ausschaltung fremden Einflusses nur mittels Selbstbefruchtung (Autogamie) und Nachbarbefruchtung (Geitonogamie), also durch Geschlechtszellen (Gonen) desselben Individuums erzeugt wurden. Das dem natürlichen Standort, in unserem Falle der blumenreichen Wiese mit ihrem reichen Insektenleben entnommene Ausgangsmaterial ist dagegen vielfach, vielleicht größtenteils durch Fremdbefruchtung[2] (Allogamie) entstanden, und die Frage nach der Beeinflussung der phyletischen Potenz durch das Zusammenwirken von Keimzellen verschiedener Herkunft ist deshalb unabweislich.

Mit dieser Frage, deren Berechtigung sich schon aus der Tatsache ergibt, daß Eingriffe nach erfolgter Befruchtung wirkungslos sind, die Befruchtung selbst demnach der wertentscheidende Zeitpunkt sein muß, habe ich mich bis heute ununterbrochen beschäftigt und mich nach vielen vergeblichen Mühen zu Ergebnissen durchgerungen, die ich um so lieber veröffentliche, als sich mir im Laufe der Jahre die Erkenntnis von der Allgemeingültigkeit der gefundenen Zusammenhänge immer mehr gefestigt hat. Menge, Zeit und Ort der Samenbildung an der Pflanze bleiben maßgebend. Menge und Zeit sind ohne weiteres verständlich, wenn bedacht wird, daß ein abgemessener Gesamtwert des Individuums früh verbraucht wird und für später Werdendes ein kleiner Rest oder nichts mehr übrig bleibt; der Ort, dem Molischschen Begriff der Topophysis wegen der Einschaltung der Befruchtung nicht ganz entsprechend, konnte durch Erfassung des Zusammenhangs zwischen vegetativer Entwicklung des Individuums und der Schaffung der anzunehmenden stofflichen Grundlagen der phyletischen Potenz dem Verständnis nähergerückt werden.

[2] Hummeln und Falter, die von P. Knuth in Band II/2 seines Handbuchs der Blütenbiologie, Seite 193 ff., namentlich angeführt sind, spielen als Bestäuber die Hauptrolle. Ebendort wird auch die Möglichkeit der Selbstbefruchtung erörtert und Art und Weise der Selbstbestäubung geschildert. Auf Seite 7 Hinweis.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ohne Rücksicht auf phyletische Potenz, wohl aber zur unmittelbaren Gewinnung wertvollen Saatgutes, wurde in der Praxis dem Orte der Samenentstehung im Fruchtstande oder im Gesamtbereiche der Pflanze längst Aufmerksamkeit geschenkt. Für die heimischen Kulturpflanzen erst vor kurzem wieder von H. Kaserer (1945, 1948) und für Pflanzen der Weltwirtschaft dürften außer der mir bekanntgewordenen Prüfung der Kapselstellung im Sproßsystem der Baumwollpflanze auf Güte von Wolle und Samen durch S. N. Venkataramanan (1930) gewiß weitere Erfahrungen vorliegen. Auch bei Verfolgung der im Flusse befindlichen physiologischen Erforschung der wechselvollen Samenkeimbereitschaft stößt man auf entsprechende Fragen. So bei U. Ruge und D. Liedtke (1951), die zur Prüfung der Keimungsrhythmik die Samen der Futtermalve einmal im oberen Drittel der Mutterpflanze, sodann in den zwei unteren Dritteln ernten.

Weitaus den stärksten Eindruck von der Bedeutung des Herkunftortes der Samen im Bereiche des Individuums gewinnt man jedoch von den erstmalig im Tharandter Forstlichen Jahrbuch veröffentlichten Ergebnissen der Prüfung von Baumsamen durch A. Acatay, über die B. Huber (1937) eingehend berichtete. Hier liegen nicht nur Unterschiede im Tausendkorngewicht und in der Keimfähigkeit getrennter Baumbezirke vor, sondern überdies eine auffallend kräftigere Nachkommenschaft der bevorzugten Bezirke. Leider können Baumgenerationen in einem Forscherleben nicht so verfolgt werden wie die reiche Folge von Generationen Annueller, und so mag unentschieden bleiben, welche von den Deutungen der Sachlage durch Huber der Wahrheit näher liege, wie die kräftigere Nachkommenschaft zu bewerten sei und ob Beziehungen zum Problem der phyletischen Potenz zu finden wären. Ausgeschlossen sind diese keineswegs.

2. Der Gang der Untersuchung; die Versuchspflanzen.

Auf meine erfolglosen Versuche einzugehen, die Einblicke in die Frage der phyletischen Potenz durch Allogamie gewähren sollten, erübrigt sich wohl. Erst die individuelle Prüfung einzelner Freilandpflanzen (1923) durch zwei autogam erzeugte Generationen hatte einen gangbaren Weg gezeigt, der schließlich auch zu bestimmten Ergebnissen geführt hat. Gangbar, da erkannt werden konnte, daß ungeachtet der mit erzwungener Selbstbefruchtung auftretenden Anomalien der Formung und Entwicklung fruchtbare Folgegenerationen eines Individuums erzielbar sind und daß, insolange lebende Gonen überhaupt erzeugt werden, für unsere Pflanze weder Fragen der Selbststerilität (E. Kuhn, 1940) noch der Parasterilität (F. Brieger, 1930) oder Pseudofertilität (E. M. East, 1929 und 1940) in Betracht kommen. Durch Feststellung der Zahl autogam erzielbarer Folgegenerationen und der darin erfaßbaren Nachkommen ist die Eigenleistung — Autergie — des Individuums eindeutig bestimmt und bei gleichen Außen-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bedingungen sind die Individuen hinsichtlich der phyletischen Potenz untereinander vergleichbar.

Eine Untersuchung der individuellen Autergie ist in den zahlreichen Arbeiten, die den Fragen der Befruchtung, den damit zusammenhängenden Förderungen und Depressionen, der Heterosis und der Inzucht gewidmet wurden und werden, nicht zu finden. Ihre Bestimmung kann begreiflicherweise nur bei leicht zählbarer Samenmenge und wechselnd steigendem Abfall, bei Alectorolophus gegebenen Arbeitsbedingungen, in Angriff genommen werden.

Die erhebliche Variationsweite der Autergie in jeder lebensfreudigen Freilandpopulation der bisher bearbeiteten Form des Alectorolophus hirsutus ließ es geratsam erscheinen, zu gesichertem und rascherem Einblick in die Beeinflussung der phyletischen Potenz durch Allogamie zwei weitere, phänotypisch gut charakterisierbare Formen der Art gleicherweise zu prüfen und deren Autergie-Zahlen im Kreuzungsversuch zu verwerten.

Das aus den natürlichen Standorten oder aus den sich von Jahr zu Jahr mehrenden Versuchen stammende Samenmaterial wurde im Spätherbst, spätestens im Dezember, nach Ausscheidung des offensichtlich Minderwertigen oder Wertlosen (1923) angebaut und hiebei die individuelle Abstammung zahlenmäßig festgehalten. Die Herkunft aus bestimmten Fruchtkapseln wurde nur zur Beantwortung besonderer, sich im Laufe der Versuche ergebender Fragen erfaßt. Angebaut wurde mit Pinzette in mit Gartenerde beschickten Töpfen entsprechender Größe oder in Petrischalen mit mäßig befeuchtetem Quarzsand. In diesem Falle wurde von jeder Schale ein getreues Abbild der in parallelen Reihen geordneten Samengruppen hergestellt und der Reihenabstand hier so gewählt, daß Keimdatum und etwa erforderliche Bemerkungen Platz finden konnten. Die Töpfe überwinterten, vor dem Zerspringen durch Laubbedeckung geschützt, in einem Frühbeete, die Petrischalen unter Dunkelsturz in einem ungeheizten ebenerdigen Institutsraume, dessen Temperatur zwischen +13 und —4,5 schwankte. Frost- und Föhnperioden im Freilande machten sich stets bemerkbar. Von einer weiteren Verfolgung der 1919 b veröffentlichten Keimungsbedingungen mußte wohl mit Rücksicht auf die nunmehr zu bearbeitende Hauptfrage abgesehen werden; es kam nur darauf an, die Samen unter Bedingungen zu halten, die den in freier Natur obwaltenden entsprechen. Zur Erfassung der Keimung in aufeinanderfolgenden Jahren war Übersommerung des Saatgutes erforderlich. Die Töpfe verblieben, vor erneuter Besamung peinlich geschützt, im Freilande, die Petrischalen, vor Besonnung geschützt, im kühlen Raum; beides bei mäßigem Wasserersatz. Den frühestens Ende März in den Töpfen erscheinenden Keimlingen wurde, sofern dem Topfe nicht schon im Herbst eine zentrale Grasnarbe beigegeben worden war, der Wirt, meist Sommerroggen, zugesetzt. Er wächst zeitgerecht heran, um den Parasitismus der anfänglich autotroph lebenden Pflanze zu befriedigen. Während der autotrophen Periode können bei unerwünscht reicher Keimzahl im Topfe die etwa 1—2 cm hohen Sämlinge unbeschadet auf bereitgestellte neue Töpfe aufgeteilt werden. Keimende Samen aus den Petrischalen wurden gleich nach festgestellter Keimung

oder im Zeitgedränge spätestens nach einer Streckung des Würzelchens von 1—2 cm in Töpfe mit vorbereitetem zentralem Wirte pikiert.

Die Pflanzen wuchsen bei sorgsamer Pflege und ständiger Kontrolle in einem mit Organtin bespannten und glasgedeckten Kulturhäuschen, also vor Bestäubern und vor starken Niederschlägen geschützt, heran. Die Bestäubung jedes einzelnen Individuums besorgte ich geitonogam mit seinem eigenen Pollen nach Möglichkeit zeitgerecht eigenhändig. Reichte die Zeit für alle blühenden Pflanzen nicht aus, so überließ ich den unversorgten Rest der Selbstbestäubung, die dank dem schweren, schließlich aus den Blüten fallenden Staub immer, wenn auch oft in stark beschränktem Ausmaß, stattfindet[3]. Das Pollengewicht verhindert die Übertragung des Pollens auf benachbarte Individuen vollkommen, nur inhaltslose Staubkörner sind verwehbar. Allogamie wurde nach Kastration der in Frage kommenden Blüten durchgeführt. Hiezu versenkte ich die kopfige Narbe des aus der Oberlippe der Blüte hervortretenden Griffels in das auf dem Daumennagel der linken Hand vorbereitete Staubhäufchen bestimmter Herkunft.

Drohte der Jahresbedarf den verfügbaren Raum im Kulturhaus und die verfügbare Topfmenge zu überschreiten, so wurde zur Freilandsaat geschritten. Die Samen kamen anfangs November auf entsprechend vorbereitete Gartenbeete. Es entsprach den Reihen mit den voneinander gut getrennten Samengruppen bestimmter Herkunft mit im Frühjahr in Zwischenreihen nachgebautem Sommerroggen auch hier wie bei den Petrischalen ein genaues Abbild als Grundlage für das Protokoll. Diese Kultur war nur bei Samen aus Linien möglich, auf deren weitere Verfolgung mit einiger Berechtigung verzichtet werden konnte.

Die Samenernte erstreckte sich auf alle vorhandenen Samenträger. Sie begann anfangs Juni und wurde nach Maßgabe der verfügbaren Zeit so lange wiederholt, bis alle Kapseln abgeerntet waren. Die reifen Kapseln gleichen Erntedatums jedes einzelnen Individuums wurden in Organtinsäckchen mit beigelegtem Zettel aufbewahrt; im Topf hin und wieder verstreut vorgefundene Samen nur dann mitgenommen, wenn sich die Herkunft einwandfrei feststellen ließ. Die Aufarbeitung der Ernte im Herbst mußte spätestens vor Weihnachten vollendet sein. Sie wurde mit möglichster Sorgfalt durchgeführt; es gab durch all die Jahre kaum Samen, die nicht durch meine Hand gegangen wären.

Als Versuchspflanze kam vor allem die **Wiesenform** des behaarten Klappertopfs in Betracht, von der meine ersten Erfahrungen über die phyletische Potenz stammen[4]. Sie gehört zum Frühlingsaspekt unserer blumenreichen Tal- und Mittelgebirgs-

[3] Zu sicherer Selbstbestäubung älterer unbestäubt verbliebener Blüten von *Rhinanthus minor* und *Melampyrum pratense* sollte sich nach H. Müllers (1873) Angabe und für dieses von E. Werth (1940) bestätigt, die Griffelspitze abkrümmen und hiedurch die Narbe in die Fallrichtung des Staubes eingestellt werden. Ich konnte dies nicht beobachten.

[4] *Alectorolophus hirsutus* (Lam.) All. (bei R. Mansfeld 1940: *Rhinanthus Alectorolophus* [Scop.] Poll.) nach der Sippenanordnung von O. Schwarz (E. Janchen und H. Neumayer, 1944) Subspez. *medius* (Rchb.) Schintz u. Thellung. In von Hayeks Bearbeitung (Illustrierte Flora von Mitteleuropa VI, 1) ist *A. medius* eine Varietät der Subspez. *hirsutus*. Über die Rangordnung der zahlreichen Formen der Art besteht keine einheitliche Auffassung. Hier darauf einzugehen erübrigt sich.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wiesen; ihr leuchtendes Blütengelb wird hier mitunter vorherrschend. Die Form entwickelt vor der Blütenbildung 5—7 Blattpaare, bleibt entweder unverzweigt oder trägt bei guter Ernährung höchstens 1 oder 2 Paar blühfähige, aber nicht immer erblühende Seitenachsen. Blütenträger sind mitunter noch kaum veränderte Laubblätter, die, apikal fortschreitend, allmählich Brakteenform und -färbung annehmen. Zwischen Seitenzweigen und Blüten erscheinende Laubblätter mit unentwickelten Achselknospen werden Interkalarblätter genannt. Obwohl für Spätformen charakteristisch (von Sterneck, 1901), sind auch bei der Wiesenform, wenngleich selten, hievon 1 oder 2 Paare anzutreffen. Die zwischen 20 und 40 cm schwankende Höhe der Pflanze wird durch auffallend bevorzugte Streckung der letzten vegetativen Internodien und der ersten Blütenstandinternodien erreicht. Im erwachsenen Zustand nimmt der Blütenstand mitunter die Hälfte der Gesamtlänge ein, und er kann darin sogar den vegetativen Sproßteil übertreffen.

Wie sich aus der Heranzucht der Nachkommenschaft von Pflanzen der verschiedensten Standorte ergab, haben die Blüten unserer Wiesenform ganz allgemein bald mehr, bald weniger das Bestreben, die Oberlippe von der Unterlippe zu heben, wodurch sich die Form dem offenschlundigen oder *Anoectolemus*-Typus der Gattung nähert. Die völlige Öffnung des Blütenschlundes wird jedoch sehr selten erreicht. Aus dem Auftreten einzelner Individuen mit weitgehend geöffnetem Schlunde als Nachkommen von Pflanzen eines umgrenzten Standortes hatte ich (1919) mit einiger Wahrscheinlichkeit für diesen Standort die hybride Natur der Besiedelung angenommen und in diesen Individuen den aus dem *Cleistolemus*-Typus herausspaltenden *A. Facchinii* zu erkennen geglaubt[5]. Heute, da Erfahrungen von mehreren Standorten und aus jahrelanger Kultur der Form vorliegen, weiß ich, daß diese Auffassung nicht zu Recht besteht. Das ihr zugrunde liegende Verhalten hat sich niemals wiederholt. Die wechselnde Weite des Corollenschlundes, nicht unabhängig vom Alter der Blüte, ist Merkmal der Wiesenform nicht anders als die seitlichen bräunlichen Flecken von wechselnder Größe und Tönung an der Unterlippe.

Die Kultur wurde auf zwei weitere gut charakterisierbare Formen des A. hirsutus ausgedehnt. Von diesen findet man die eine in lebensfreudigen Populationen als Getreideschmarotzer, und ich habe sie mir aus dem Reich der Haferfürsten, wie Landwirte bestimmter Gebiete des Böhmerwaldes einst genannt wurden, geholt. Die andere wächst auf eng begrenzten, vor Pflug und Mahd wohl geschützten Standorten nicht sehr zahlreich, wodurch sie die Vermutung zuläßt, daß hier eine Form von kleiner phyletischen Potenz vorliegt.

[5] Die systematische Bewertung dieser von A. Chabert (1899) und von Sterneck (1901) beschriebenen Form ist uneinheitlich, ihr Artcharakter sehr umstritten.

Die **Ackerform**[6] erblüht etwa 2—3 Wochen später als die Wiesenform und reift mit dem Wirtgetreide. Dementsprechend entwickelt sie vor der Blüte 10—12 Blattpaare. Aus den Achselknospen der 2 obersten Paare wachsen blühende Seitenachsen ansehnlicher Länge schräg aufwärts heran. Interkalarblätter sind sehr selten. Im Blütenstande beginnt die Umformung der blütentragenden Blätter zur Braktee fast unmittelbar. Auch bei der Ackerform wird die endgültige Höhe durch apikalwärts zunehmende Streckung der vegetativen und Streckung der ersten blütentragenden Internodien gewonnen, aber die Zunahme der Internodiallängen in der Hauptstreckungszone erreicht niemals die Werte der Wiesenform; immer ist der Blütenstand kürzer als die Hälfte der Gesamtlänge der Pflanze. Diese beträgt 30—50 cm und darüber. Das Eirund des Blattes der Wiesenform ist bei der Ackerform gestreckter und zugespitzt, seine Zahnung schärfer. Diese Blattform scheint dem A. arvensis nicht allgemein zuzukommen, sie führt bei Semler zur forma angustatus des A. medius. Die Blüten der von mir kultivierten Ackerform tragen keine seitlichen Corollenflecke und zeigen niemals Neigung zur Bildung eines offenen Schlundes, entsprechen demnach den für die Art maßgebenden Cleistolemus-Typus vollkommen.

Es sei hier festgehalten, daß mir eine Umwandlung der einen in die andere der beiden Formen, die so klar an ihre Wirte, hier Wiese dort Ackerpflanzen, angepaßt sind, durch Vertauschung der Wirte nie gelungen ist. Die Wiesenform bleibt, wenn auch mit stark vergrößerten Maßen, auch auf Getreide Wiesenform, sowohl in bezug auf Blütezeit als auch auf Beblätterung und Verzweigung; die Ackerform bleibt auch in der Grasnarbe, wenngleich oft in verkleinerter Ausgabe, in jeder Beziehung Ackerform.

Es ist notwendig, dies zu betonen, da die Annahme einer aktiven Anpassungsfähigkeit hier besonders naheliegt und bestimmte Veränderungen, beeinflußt durch den bei einem Parasiten leicht durchführbaren Ernährungswechsel, im Bereiche der Gattung zur Ablehnung unterscheidender Artcharaktere geführt haben (Heinricher 1902, 1903). Wesentlich ist die Erfassung des Unabänderlichen in weitgehend verschiedener Umwelt. Hiezu wurde als notwendige Voraussetzung für die geplanten Kreuzungen der Wirtwechsel angewendet.

[6] *Alectorolophus hirsutus* var. *arvensis* (Semler) Ronniger ist nach Semler Art und nach der Sippenordnung von O. Schwarz Varietät der Subspezies *medius*.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Er hat für die in Frage kommenden zwei Formen das Erbgut befriedigend herausgestellt.

Die dritte zu unseren Versuchen herangezogene Form ist eine **Spätform.**

Der Ellipse sich näherndes Eirund und an unteren Nodien eine fast vollkommene Ellipse zeigen die Blätter der im Hochsommer erblühenden und frühestens im August reifenden Form. *Alectorolophus hirsutus* subsp. *ellipticus* (Hausskn.) Schwarz[7] entwickelt vor der Blüte 10 und mehr Blattpaare mit wenig gestreckten Internodien. Aus den Achselknospen erwachsen fast gleichzeitig mit der Streckung des Hauptblütenstandes, basalwärts fortschreitend, kräftige, oft weit ausladende blütenreiche Seitenachsen wechselnder Zahl. Stets sind Interkalarblätter vorhanden. Die Blüten sind vollkommener *Cleistolemus*-Typus und tragen, wie die Wiesenform, an der Unterlippe dunkle Seitenflecken[8].

Durch den Nachweis der Chromosomenzahl und -gestalt bei Mitose und Meiose in den Kernen der Spätform des A. maior und der Frühform des A. minor verschiedenen Standortes und nachträgliche Überprüfung vorangegangener Befunde bei anderen Arten hat H. v. Witsch (1950) die Angabe von F. Fagerlind (1936) $n = 7 + 4$ als konstanten Chromosomensatz der Gattung bestätigt. Als einheitliche Haploidzahl der drei Versuchsformen wurde von J. Wilcke (1930) die Zahl 7 festgestellt. Ob den vier weiteren, wegen ihrer Kleinheit ursprünglich übersehenen Chromosomen im Genom eine vielleicht besondere Bedeutung zukomme oder ob sie bedeutungslos seien, ist eine offene Frage.

Die Kultur der stattlichen, sehr samenreichen, aber offenbar phyletisch wenig potenten Spätform ist keineswegs einfach. Auf eng umgrenztem, durch lange Zeit unverändertem Standort zwischen verschiedenen Stauden und Adlerfarn, teils einzeln, teils in kleineren Gruppen wachsend, verrät der fast jede Wurzel, auch die eigene erfassende (Sperlich 1925) Schmarotzer den günstigsten Wirt nicht. Nach manchem Fehlgriff wurde *Plantago lanceolata* als leistungsfähiger brauchbarer Wirt erkannt und für alle entscheidenden Versuche verwendet.

Der Anspruch an den Wirt ist, wie Heinricher gezeigt hat, nicht bei allen Vertretern der Rhinanthoideen derselbe. Von anspruchslosen, die auch autotroph noch zur Blüte gelangen können, bis zu sehr anspruchsvollen läßt sich eine Reihe zunehmenden Anspruchs erkennen. In unserem Falle steigt der Anspruch von der Wiesenform, von der mir sogar die wirtlose Heranzucht

[7] Nach von Hayek Varietät der Subspezies *patulus*.

[8] Die von Semler (1907) nach der Ausbildung der Seitenachsen als longiramosus und verticillatus und nach dem farblosen, sonst bläulichen Oberlippenzahn als leucodon bezeichneten Formen von gleichem Standort sind Modifikationen.

zweier Folgegenerationen gelungen ist, über die als autotrophe Pflanze unmögliche Ackerform zur Spätform, der die üblichen Wiesengräser und das Getreide keineswegs genügen[9].

Über die parasitäre Ernährungsweise ist seit Heinrichers (1910) grundlegenden Versuchen und den Untersuchungen von S. Kostytschew (1922, 1924), der die Assimilations- und Transpirationsleistung der Halbschmarotzer mit der entsprechenden Leistung Autotropher vergleichend bestimmt hat, nichts bekanntgeworden, was dem von diesen Forschern Festgestellten widersprechen oder unsere Kenntnisse erweitern könnte. Denn die sehr ausgedehnten und eingehenden Bestimmungen der Assimilation, Atmung und des Kohlehydratgehaltes der Rhinanthoideen, verglichen mit den entsprechenden Werten bei Trifolium und mit Werten, die aus der Literatur für andere Autotrophe geschöpft sind, durch N. Salageanu (1936, 1937), führen neben dem aus den Ergebnissen dieses Forschers hervorgehenden wechselnden Kohlehydratparasitismus dieser Pflanzen schließlich doch zur Bestätigung der Assimilationsbestimmungen von Kostytschew. Die in Frage kommenden Pflanzen sind vor allem Wasserparasiten (Kostytschew) und hiemit Nährsalzparasiten (Heinricher), deren gelegentliche Ausnützung von Kohlehydraten des Wirtes nach Heinrichers Auffassung sich zum Vollparasitismus im Jugendstadium (Tozzia) oder zeitlebens (Lathraea) weiter entwickelt hat. Der Wasserparasitismus der grünen Vertreter geht recht anschaulich auch aus Transpirations- und Kohlehydratbestimmungen hervor, die O. Härtel (1941) bei alpinen Halbparasiten und ihren Wirten durchgeführt hat. Darnach erscheint der Wirt wohl in seinem Wasserhaushalt, kaum aber im Kohlehydratgehalt durch den Parasiten beeinflußt.

Im Rahmen der hormonalen Wechselwirkung zwischen den Partnern ist die Frage der Aufnahme von Stoffen in Betracht gezogen worden, die das Erblühen veranlassen. Mit einer Ausnahme, Cuscuta Gronovii (D. von Denffer 1948), die auf einer Langtagpflanze schmarotzend zur Langtagpflanze, auf einer Kurztagpflanze zur Kurztagpflanze wird, ist bisher niemals eine Abhängigkeit des Erblühens des Schmarotzers vom Erblühen des Wirtes bestätigt oder beobachtet worden (F. J. Kribben 1951, E. Bünning 1952). Die bei Vollparasiten nicht unberechtigte Frage betraf die grünen Halbparasiten bisher überhaupt nicht, und es ist mir bei meinen Versuchspflanzen, die sehr mannigfaltig und aufmerksam kultiviert wurden, auch niemals etwas aufgefallen, was auf die hier angedeutete Beziehung hätte hinweisen können. Aber auch in anderer Beziehung hat sich kein Zusammenhang ergeben. Von den drei Versuchsformen erscheint A. arvensis in freier Natur am auffälligsten spezialisiert. Mit dem Getreide wächst, blüht, fruchtet und reift er, und die Frage nach seiner Abhängigkeit von den einzelnen Schritten der Individualentwicklung des Wirtes, die H. Sande-Bakhuyzen (1937) in stofflicher Beziehung für eine Weizenrasse so eingehend verfolgt hat, erübrigt sich nur deshalb, weil Pflanzen des verschiedensten Lebensrhythmus ihm gegenüber nachweislich dasselbe leisten, die Spezialisierung also nur eine scheinbare ist.

[9] Dies entspricht dem auf Standorte kleinster Ausdehnung beschränkten Vorkommen des A. ellipticus. Er ist ein gutes Beispiel für die Bedeutung des von R. de Soó (1929) betonten Standortfaktors für die Selektion innerhalb der Gattungen Melampyrum und Rhinanthus, deren Arten u. a. den theoretischen Erwägungen R. Wettsteins (1895, 1900) über Saisondimorphismus zur Grundlage gedient haben.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

So können wir den Ernährungsfaktor für die vergleichende Betrachtung der drei Versuchsformen und ihrer Kreuzungsprodukte durch die schließlich nach Maßgabe des anspruchsvolleren Parasiten gewählten Wirte (Sommerroggen für Wiesen- und Ackerform und Wiesen × Ackerform, Spitzwegerich für die Spätform und für Wiesen- oder Ackerform × Spätform) als einheitlich und gleichmäßig gebotene Außenbedingung bewerten und die Verantwortlichkeit dieses Faktors für die Kulturergebnisse weitgehend ausschließen.

Nicht gilt dies in gleicher Weise für einen zweiten, den Lebensgang der Blütenpflanze wesentlich steuernden Faktor: die im Jahresverlaufe der Versuche erst steigende und mit Sonnenwende fallende Tageslänge. Wohl hatte ich, der bekannten Einteilung von W. W. Garner und H. A. Allard (1920—1923) entsprechend, die Existenz tagneutraler Pflanzenarten angenommen und in den langjährigen Kulturen meiner drei Typen einen erkennbaren Einfluß der Tageslänge niemals wahrgenommen. Überblickte ich aber die Rolle, die dieser Faktor in der andauernden Bearbeitung der Blühhormone (G. Melchers, A. Lang 1941), des Erblühens und der Gestaltung (R. Harder und Mitarbeiter 1937, 1940, 1942, 1946), in der Analyse der endogenen Rhythmik (E. Bünning und Mitarbeiter 1944—1946/1948) und in der Genetik (A. Lang 1942) spielt, bedachte ich ferner die „kritische Tageslänge" (R. Harder und G. Gümmer 1948) und die „optimale Tageslänge" (F. Laibach 1944—1949, 1950), so mußte ich mich der Vermutung anschließen, daß tagesneutrale Blütenpflanzen, wenn überhaupt vorhanden, anscheinend sehr selten sind.

Darum halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß bei meinen Kreuzungsergebnissen dieser Faktor mitwirkt, weniger bei Ackerform × Wiesenform, die beide erscheinungsgemäß Langtagpflanzen sind, wahrscheinlicher aber immerhin bei den Kreuzungen der erscheinungsgemäß als Kurztagpflanze zu bewertenden Spätform mit Acker- oder Wiesenform. Zur genauen Prüfung dieser Frage habe ich leider die Zeit nicht gefunden.

Waren blühende Pflanzen zum Zwecke der Kreuzung zweier Formen gleichzeitig nicht vorhanden, so wurde der Blütenstaub der früher blühenden Form aufbewahrt. Dies geschah für die in Frage kommende Zeit — höchstens drei Wochen — ohne besondere Vorkehrung in Papiertüten. Reziproke Kreuzungen konnten selten und nur dann durchgeführt werden, wenn frühe Spätblüher und späte Frühblüher zur Verfügung standen. Wirksamen Blütenstaub übers Jahr aufzubewahren wurde nicht versucht. Diese Möglichkeit haben u. a. Pomologen erwiesen (B. R. Nebel and M. L. Ruttle 1937), denen es gelang, Pollen verschiedener Obstsorten bei tiefer Tempera-

tur und hoher relativer Feuchtigkeit über zwei Jahre wirksam zu erhalten[10].

Hier dankbar der Mitarbeiter zu gedenken, die mich durch über drei Dezennien bei der Kultur der Versuchspflanzen unterstützt haben, ist mir ein besonderes Bedürfnis: des Garteninspektors Anton Beer, der beiden Obergärtner Franz Wagner und Otto Wuelz sowie des Institutsfaktotums Karl Pirchner. Bei der Führung der Protokolle über Entwicklung und Schicksal jedes Einzelwesens vom Blühbeginn bis zu seinem Tode hat mich durch viele Jahre meine Frau und, nachdem der Bombenhagel sie mir entrissen, die bewährte verdienstvolle Hilfskraft am Institute, Maria Bucek, gewissenhaft unterstützt.

3. Die Eigenleistung (Autergie) auf natürlichem Standort erwachsener Individuen der drei Versuchsformen.

Sie ergab sich durch fortgesetzt isolierte Kultur der alljährlich geitonogam gewonnenen Nachkommenschaft von Pflanzen, die der Freiland-Vollernte aus Samen erwählter Einzelwesen des natürlichen Standorts erwachsen waren. Für eine entsprechende Charakterisierung der Individuen war aus den zahlreichen Protokollen eine die wesentlichsten Ergebnisse hervorhebende und zusammenfassende Darstellung zu schaffen, die vor allem für das Vergleichen gute Dienste zu leisten hatte. Neben der Zahl der Nachkommen, der Samenträger unter ihnen und der Zahl der erzielten Generationen mußte auch ersichtlich gemacht werden, wann und wie oft der Stammbaum von Samen fortgeführt wurde, die zur Erreichung der Keimbereitschaft mehr als eine Überwinterung benötigt hatten.

Diesen Forderungen, die auch für die Charakterisierung der Kreuzungsprodukte berücksichtigt werden mußten, entspricht das hier vorliegende Zahlenbild in befriedigender Weise. Da es bei allen Versuchen angewandt wurde, sei es zur Vermeidung von Wiederholungen ein für allemal ausführlich besprochen.

Als Beispiel:

2, 0, **1**	F_1 18, 9, **4**	F_2 11, 1, **2**	F_2 6, 1, **2**
			F_2 3j 8, 4, **3**
		F_3 8, 2, **2**	

53 Individuen, 17 Samenträger, 5 Generationen.

[10] Auch Gramineenpollen, die sonst meist nur wenige Stunden keimfähig bleiben, lassen sich in Eispackung durch Tage in bestem Zustand erhalten (George B. Sartoris 1942). Es ist jedoch durch längere Aufbewahrung eine Änderung der Wirksamkeit nicht ausgeschlossen (I. H. Kempton 1936 bei Maispollen).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dieses Zahlenbild der Eigenleistung eines Prüflings besagt folgendes: Unter den unmittelbaren Erstjahrkeimern (2) befand sich kein Samenträger (0). Es blieb bei dieser einzigen Generation (**1**). In F_1 erscheinen jedoch Zweitjahrkeimer, denen vier Generationen — die ersten Zweitjahrkeimer eingerechnet — entstammen, die 18 Individuen, darunter 9 Samenträger, umfassen. In F_2 dieser Linie traten erneut Zweitjahrkeimer auf, ebenso in F_3. Auf jene gehen 11 Individuen, darunter ein einziger Samenträger, in 2 Generationen zurück, auf diese 2 weitere Generationen, die 8 Individuen mit 2 Samenträgern umfassen. Eine letzte Erweiterung wurde durch länger ruhende Samen dem Stammbaum in F_2 der vorhergehenden Erweiterung: Zweitjahrkeimer schufen hier vor dem Erlöschen noch 2 Generationen mit 6 Individuen, darunter 1 Samenträger, und Drittjahrkeimer 3 Generationen mit 8 Individuen, darunter 4 Samenträgern. Im ganzen (letzte Zeile des Beispiels) wurden also geitonogam aus der zu prüfenden Ausgangspflanze in isolierter Kultur 53 Individuen, darunter 17 Samenträger, und 5 Generationen erzielt, die Individuen aus Samen verschiedener Keimbereitschaft umfassen.

Nach diesem Beispiel dürften alle Zusammenstellungen ohne weitere Worte verständlich sein. Immer ist an erster Stelle jeder Zahlengruppe die unmittelbare Folge von Erstjahrkeimern angegeben, und zwar gibt die erste Zahl die Individuen, die zweite Zahl die Samenträger unter ihnen, die dritte, in kräftigerem Druck, die Zahl der Generationen an. Mit F_1, F_2 usw. werden die Generationen dieser Ausgangslinie angegeben, in denen Zweitjahrkeimer auftraten und für jede wird wieder in gleicher Reihenfolge — also zunächst Individuen, sodann Samenträger, als dritte Zahl die Generationen — die den betreffenden Zweitjahrkeimern entspringende Folge von Erstjahrkeimern — beigefügt. So wird bei jedem Erscheinen von Zweitjahrkeimern verfahren; immer bezeichnet das den drei Zahlen vorgesetzte F_1, F_2 usw. die Generation der linksstehenden Linie, in der Zweitjahrkeimer mit einer neuen Nachkommenschaft von Erstjahrkeimern aufgetreten sind. Drittjahrkeimer und die sehr seltenen Keimlinge aus Samen noch längerer Ruhe werden durch Beifügung von 3j., 4j. usw. gekennzeichnet.

Tabelle 1.

Wf 1 Keimung 50 %	Wf 2 Keimung 20 %
20, 8, **6** F_2 7, 2, **2**	73, 21, **7***) F_2 26, 10, **4** F_3 1, 0, **1** F_3 11, 3, 3*) F_4 4, 1, **2**
27 Indiv., 10 Samentr., 6 Generat.	115 Indiv., 35 Samentr., 7 Generat.
Wf 3 Keimung 50 %	**Wf 4 Vollkeimung**
15, 9, **6** F_2 3, 1, **2** F_2 4, 1, **2** F_4 4, 1, **2**	55, 20, **8** F_2 17, 8, **4** F_3 1, 0, **1** F_3 17, 8, **5** F_5 2, **1**
26 Indiv., 12 Samentr., 6 Generat.	92 Indiv., 36 Samentr., 8 Generat.

*) Diese Linie hat Staub zu Kreuzungszwecken geliefert.

Wf 5 Keimung 5 %

21, 11, **6** F_2 10, 6, **4** F_2 1, 0, **1**
F_3 4, 0, **1**
F_4 6, 1, **2**

42 Indiv., 18 Samentr., 6 Generat.

Wf 6 (das vorhin herangezogene Beispiel) Keimung 50 %

2,0,**1** F_1 18,9,**4** F_2 11,1,**2***) F_2 6,1,**2**
F_2 3j 8,4,**3**
F_3 8,2,**2***)

53 Indiv., 17 Samentr., 5 Generat.

Wf 7 Keimung 25 %

23, 10, **6** F_4 3, 1, **2**

26 Indiv., 11 Samentr., 6 Generat.

Wf 8 Keimung 50 %

2, 0, **1** F_1 12, 5, **4** F_4 1, 0, **1**

15 Indiv., 5 Samentr., 4 Generat.

Wf 9 Keimung 33 %

1, 0, **1**

1 Indiv., 0 Samentr., 1 Generat.

Wf 10 Keimung 33 %

49, 20, 5*) F_1 6, 2, **2** F_3 4, 1, **2**
F_3 10, 3, **3**
F_4 16, 3, **3**
F_5 5, 0, **1**

90 Indiv., 29 Samentr., 6 Generat.

Wf 11 Keimung 66 %

3,0,**1** F_1 14,7,**4** F_2 23,5,**3***) F_2 13,0,**1**

53 Indiv., 12 Samentr., 4 Generat.

Wf 12 Keimung 17 %

38, 17, **8** F_4 1, 0, **1**

39 Indiv., 17 Samentr., 8 Generat.

Wf 13 Keimung 4 %

7, 4, **4** F_1 7, 2, **2**
F_3 3j 3, 1, **2**

17 Indiv., 7 Samentr., 4 Generat.

Wf 14 Keimung 50 %

3,0,**1** F_1 10,5,**5***) F_2 15,8,**3** F_2 4,0,**1**
F_4 4,0,**1**

36 Indiv., 13 Samentr., 5 Generat.

Wf 15 Keimung 75 %

4, 1, **2**

4 Indiv., 1 Samentr., 2 Generat.

Wf 16 Keimung 25 %

21, 12, **6** F_2 20, 8, 4

41 Indiv., 20 Samentr., 6 Generat.

Wf 17 Keimung 50 %

3, 0, **1**

3 Indiv., 0 Samentr., 1 Generat.

*) Diese Linie hat Staub zu Kreuzungszwecken geliefert.

a) Die Wiesenform.

17 Pflanzen möglichst ähnlicher Tracht wurden einer lebensfreudigen Population auf blühender Bergwiese entnommen, ihre

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Samen jeweils zur Hälfte in Petrischalen auf Sand gelegt, zur Hälfte unmittelbar in Erde angebaut. Aus den der Erde erwachsenden Keimlingen wurden die besten, meist zwei, höchstens fünf, zur Kultur ausgewählt. Der Vergleich der Keimzahl auf Erde mit den Keimlingen in den Schalen[11] zeigt sehr bald, daß viele Sämlinge schon vor Erreichung des Tageslichtes absterben. Das Ergebnis der Weiterkultur der erwählten Pflanzen ist dieses (Tab. 1).

Es bleibe nicht unerwähnt, daß bei diesen Kulturen die Zahl der Individuen, besonders in den ersten Generationen meist größer war als angegeben. Es sind in jeder Generation nur solche Individuen gezählt und belassen worden, die erfahrungsgemäß als Vorfahren in Betracht gezogen werden können; Schwächlinge, Kümmerlinge und Zwerge wurden entfernt. Selbst das Belassene wird, wie wir sehen, nicht restlos zum Samenträger, und nur diese kommen für die gestellte Frage in Betracht. Man darf annehmen, daß die Eigenleistung trotz der Selektion richtig erfaßt wurde.

Vor allem fällt die große Mannigfaltigkeit der Kulturergebnisse auf; nicht zwei Deszendenzen entsprechen einander vollkommen. Es lieferten die gewählten Vertreter von zwei Pflanzen (Wiesenform Wf 9 und Wf 17) nur eine Generation, von einer Pflanze (Wf 15) zwei Generationen, von drei Pflanzen (Wf 8, 11, 13) vier Generationen, von zwei Pflanzen (Wf 6, 14) fünf Generationen, von sechs Pflanzen (Wf 1, 3, 5, 7, 10, 16) sechs Generationen, von einer Pflanze (Wf 2) sieben Generationen und von zwei Pflanzen (Wf 4 und 12) acht Generationen. Nur ausnahmsweise wird, wenn wir von den kurzen Linien absehen, die Fortpflanzung durchwegs oder fast durchwegs von Erstjahrkeimern getragen, so bei Wf 7 mit 6 und bei Wf 12 mit 8 Generationen. Fast stets wirken an der Erhaltung des Stammbaums Zweitjahrkeimer mit, bald vereinzelten, bald mehreren Generationen der Hauptlinie entspringend, zweimal sogar (Wf 6 und 13) Drittjahrkeimer. Die Bedeutung der einem Zweitjahrkeimer erwachsenden Deszendenz für die Linienerhaltung geht aus Fällen hervor, wo diese Deszendenz die alleinige Trägerin des Stammbaums ist und die Erstjahrkeimer keine Nachkommenschaft haben, so bei Wf 6, 8, 11, 14.

Worauf die offenkundige Mannigfaltigkeit der durch Autergie sich offenbarenden phyletischen Potenz in dieser lebensfrohen Population zurückzuführen ist, läßt sich vorderhand nicht restlos erkennen. Von den bei anzunehmender Gleichheit der Außenbedingungen in freier Natur für diese Verschiedenheit in Frage kommenden Faktoren wird wohl, wenn wir die gleiche Tracht als Maß gleicher Ernährung des Parasiten gelten lassen, Zeit und Ort der Samenherkunft nicht weniger als die Samenmenge der Vorfahren die bekannte Rolle spielen. Dazu kommt jedoch noch mit größter Wahrscheinlichkeit die zu erforschende Beeinflussung durch die im Freiland vielfach

[11] Er ist für die Keimung um die Wende des Reifejahres den folgenden Zusammenstellungen in Prozenten beigefügt.

betätigte Allogamie. Es genüge zunächst festzustellen, daß unsere Pflanze, unbeschadet der zu dauernder Existenz der Art zweifellos notwendigen Fremdbestäubung, die Fähigkeit besitzt, sich durch mehrere Generationen ohne diese zu behaupten, wobei Individuen aus Samen zweijähriger Ruhe — wir nennen sie kurz Zweitjahrkeimer — zwar nicht die Hauptrolle spielen, aber entscheidend mitwirken können. Ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen der Keimkraft der Samen eines Individuums mit der phyletischen Leistung der daraus erwachsenden und darauffolgenden Samenträger besteht ebensowenig wie zwischen der Keimung und der zum Tageslicht führenden Streckung des Keimlings. Beispielsweise entstehen aus der im Keimbett festgestellten Vollkeimung der Samen von Wf 4 nicht viel mehr Individuen als aus dem keimenden Drittel von Wf 10, und es haben 8 Generationen nicht nur die vollkeimenden Samen von Wf 4, sondern auch die 17 Prozent von Wiesenform 12 zustande gebracht.

Die weitestgehende autergische Leistung und in diesem Falle die entscheidende Rolle von Zweitjahrkeimern habe ich bei einer Ausgangskapsel einer Frühernte des Jahres 1912 gefunden. In F_7 der Deszendenz gab es keinen Erstjahrkeimer mehr, wohl aber zehn vegetativ gute samentragende Individuen von Zweitjahrkeimern, die von den sechs letzten Erstjahrkeimern abstammten. Zwei von diesen Erstjahrkeimern waren ohne Nachkommen geblieben. Von den Zweitjahrkeimern hatten fünf keine Nachkommen. Drei dieser Zweitjahrkeimer ergaben die folgende mit A bezeichnete Nachkommenschaft und zwei Zweitjahrkeimer die mit B bezeichnete:

A	29, 12, 7	F_1	19, 7, 5	B	38, 15, 8	F_5	2, 0, 1
		F_4	8, 1, 2				
		F_5	3, 0, 1				
59 Indiv.,	20 Samentr.,	7 Generat.		40 Indiv.,	15 Samentr.,	8 Generat.	

Es konnte also die Deszendenz der 1912 geernteten Samen einer Kapsel durch drei Zweitjahrkeimer von F_7 auf 14 Generationen und durch zwei weitere Zweitjahrkeimer auf 15 Generationen ausgedehnt werden. Sehr häufig dürften die diesen Werten nahekommenden Selbstbefruchter wohl nicht sein; nach meinen Erfahrungen können 8—10 Generationen als äußerste Grenze angenommen werden.

Drittjahrkeimer traten im autergischen Bilde der Wiesenform sehr selten als Linienerhalter in Erscheinung (siehe Wf 6). Mit Rücksicht auf Kulturergebnisse mit später blühenden Formen ist es jedoch von einiger Bedeutung, daß in der unmittelbaren Deszendenz von Individuen der Wiesenform und zumal solcher, die spärlich besiedelten Standorten entstammen, auch Drittjahrkeimer auftreten. In ihrer Deszendenz entstehen abermals Drittjahrkeimer, und auch diese ermöglichen, wie das folgende Beispiel zeigt, ohne Allogamie die Weiterexistenz der Form durch einige Generationen. Eine Pflanze, die 1920 aus den im Jahre 1917 geernteten Samen entstanden war, also ein sicherer Drittjahrkeimer, lieferte 202 Samen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hievon keimten	1921	75	ohne zu Samenträgern zu werden
	1922	35	(sie wurden nicht weiter verfolgt)
und	1923	21;	

die restlichen 71 Samen starben im Verlauf der drei Jahre im Keimbett ab. Den 21 Samen erwuchsen als Drittjahrkeimer zwei Samenträger. Ihre autergische Leistung ist diese:

27, 10, **3** F_1 1, 0, **1**
F_2 5, 0, **1**

33 Indiv., 10 Samentr., 3 Generat.

Das Ergebnis war also: drei fast ausschließlich aus Erstjahrkeimern bestehende Generationen mit zehn Samenträgern.

Auch die Möglichkeit der Einschaltung von Viertjahrkeimern in das autergische Bild einer Wiesenform ist gegeben. Ein einziges Mal sind mir sichere Viertjahrkeimer aus einer Freilandernte erwachsen. Die isoliert herangezogene Nachkommenschaft der zwei Viertjahrkeimer (A und B) ist diese:

A 4, 1, **1**

4 Indiv., 1 Samentr., 1 Generat.

B 20, 5, **5** F_2 8, 2, **3**
F_3 3, 0, **1**

31 Indiv., 7 Samentr., 5 Generat.

A schuf nur eine recht bescheidene Generation, B jedoch mit 7 Samenträgern sogar 5 Generationen, woran zweimal eine Deszendenz aus Zweitjahrkeimern beteiligt ist. Die Schlußglieder der Deszendenz waren noch recht samenreich, die Samen keimten auch größtenteils, aber kein Sämling konnte sich behaupten.

Die soeben wiedergegebene Eigenleistung von Drittjahr- und Viertjahrkeimern besagt jedenfalls, daß auch Individuen aus Samen mehrjährigen Keimverzuges in freier Natur zur Erhaltung unserer Wiesenform beitragen können, sie belehrt uns jedoch noch keineswegs über die hiebei in Frage kommenden Voraussetzungen.

Die vegetative Entwicklung der Samenträger, die hier ohne Rücksicht auf Frucht- und Samenzahl in den wiedergegebenen Darstellungen zusammengefaßt ist, ihr Blühbeginn und ihre Blütenzahl ist in den einzelnen aufeinanderfolgenden Generationen recht verschieden. Verkleinerung der Maße und Verzögerungen kündigen sich beim Besten bald früher, bald später — in fähigen Linien frühestens in der dritten Generation — zunächst an, werden in der Folge auffälliger und vor dem Ende meist allgemein. Daneben aber wird von Einzelindividuen — Abkömmlinge von Zweitjahrkeimern zeigen dies nicht selten — das übliche Maß überschritten und damit die Wertlosigkeit ihres oft noch sehr reichen Saatgutes angezeigt. Ebenso deutet das Verharren der unteren Blätter in frischem grünem Zu-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 2.

A_1
Keimung 47 : 6 : 0

13, 11, **2**

F_2 14*), 1, **1**
F_2 3j, 2, 1, **1**
F_3 1, 1, **1**
F_3 3j, 7, 7, **2**

F_2 2, 1, **1**

F_2 3j, 18, 3, **1**
F_3 4, 2, **1**

F_2 2, 0, **1**
F_2 3j, 1, 0, **1**
F_2 5, 1, **1**

69 Indiv., 28 Samentr., 5 Generat.

A_2
Keimung 55 : 4 : 0

7, 5, **2** F_2 3j, 20, 1, **1**

27 Indiv., 6 Samentr., 2 Generat.

A_3
Keimung 30 : 4 : 0

Untere Nodien
1, 1, **1** F_2 3j, 33, 12, **1**

34 Indiv., 13 Samentr., 2 Generat.

Mittlere Nodien
2, 2, **1** F_2 3j, 4, 2, **3**

6 Indiv., 4 Samentr., 4 Generat.

Obere Nodien
1, 1, **1**

1 Indiv., 1 Samentr., 1 Generat.

41 Indiv., 18 Samentr., 4 Generat.

A_4
Keimung 33 : 2 : 0 : 0

8, 7*), **3**

F_2 2, 2, **1**
F_2 3j, 25, 17, **5**

F_3 13, 10, **4**

F_3 3j, 2, 0, **1**

F_4 32, 18, **3**

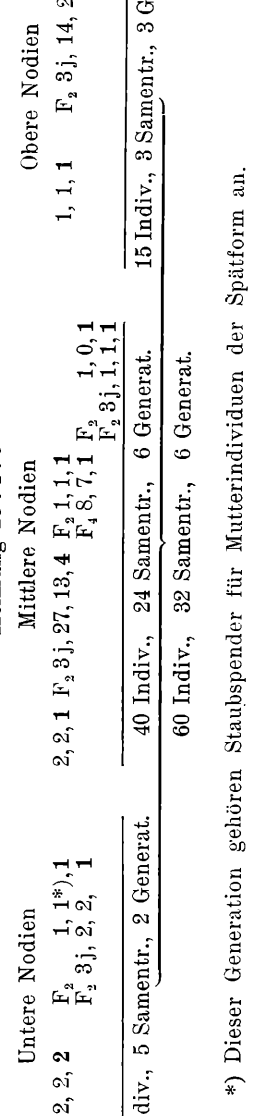
F_4 3j, 1, 1, **1**
F_5 18, 12, **2**
F_4 5, 3, **2**
F_5 20, 4, **1**

F_2 46, 4, **1**
F_2 3j, 6*), 3, **2**
F_3 2, 1, **1**
F_3 3j, 1, 0, **1**
F_2 6, 1, **1**
F_2 17, 3, 1
F_2 5, 0, **1**

209 Indiv., 86 Samentr., 7 Generat.

*) Dieser Generation gehören Staubspender für Mutterindividuen der Spätform an.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



*) Dieser Generation gehören Staubspender für Mutterindividuen der Spätform an.

stande auf minderwertige Samen oder völlige Unfruchtbarkeit. Der wertvolle Samenträger wirft dagegen die Blätter, von unten nach oben fortschreitend, im Verlaufe der Fruchtentwicklung regelmäßig ab.

b) Die Ackerform.

Wir beschränken uns hier auf zwei Individuen A und B aus einer lebensfreudigen Population eines Haferfeldes und bringen dafür die Darstellung der Autergie der einzelnen zu Samenträgern heranwachsenden Glieder ihrer unmittelbaren Deszendenz. Die Samen wurden den Kapseln an der Hauptachse entnommen.

A liefert 134 dem Aussehen nach gesunde Samen. Sie sind im Gegensatze zu den flachen Samen der Wiesenform rundlich und sehr schmalflügelig[12]. Hievon keimen erstjährig 34, zweitjährig und mit stärkerem Keimverzug keiner, 100 sterben im Keimbett ab. Diese 34 Samen liefern 5 Samenträger — sie seien A_1—A_5 benannt — überdies eine Pflanze mit unfruchtbarer Hauptachse und drei keimunfähigen Samen aus Nebenachsen. Die autergische Leistung der Samenträger, ihre unmittelbare Samenzahl und -keimung ist diese (Tab. 2):

Wir stellen zunächst wie bei der Wiesenform — dort auf Grund des Vergleiches von 17 Ausgangsindividuen der freien Natur, hier auf Grund des Vergleiches der Nachkommenschaft einer Ausgangspflanze — die große Mannigfaltigkeit der phyletischen Potenz der auf Autergie geprüften Pflanzen fest. Bei A_3 und A_5, deren Samen nodienweise getrennt

[12] Durch ungeflügelte Samen ist die bald als Art, bald als Unterart, bald als Varietät aufgefaßte, sehr verbreitete Ackerform *A. buccalis* (Wallroth) gekennzeichnet.

wurden, kommt der in den ersten Jahren der Versuche mit der Wiesenform schon erkannte höhere Wert mittlerer Nodien auch bei der Ackerform deutlich zum Ausdruck. Sähe man nur auf die Zahl der erzielten Generationen, so würde sich kein sehr großer Unterschied gegenüber der Wiesenform ergeben: Wir sehen 4, 5, sogar 6 und 7 Generationen. Wesentlich anders ist jedoch die Beteiligung der Samen stärkeren Keimverzuges an der Linienerhaltung. Waren bei der Wiesenform vor allem Erstjahrkeimer und daneben Zweitjahrkeimer Träger des Stammbaums, so beruht der Fortbestand der Deszendenz bei der Ackerform größtenteils auf Spätkeimern, unter denen die bei der Wiesenform seltenen Drittjahrkeimer eine sehr vordringliche Rolle spielen. Nur durch die große Zahl von Spätkeimern, meist auf je eine Generation beschränkt, sind die 7 Generationen von A_4 ermöglicht, durch etwas kleinere Spätkeimerzahlen die 5 Generationen von A_1 und die 6 Generationen von A_5. Auffallend groß ist die aus der Zusammenfassung der einzelnen Folgegenerationen jeder Ausgangspflanze sich ergebende Individuenzahl und darunter die Zahl der Samenträger. Diese können als stattliche blütenreiche Pflanzen noch viele Samen erzeugen, von denen aber nur ein kleiner Bruchteil, zumeist mit Keimverzug, Nachkommenschaft liefert.

B, die zweite Ausgangspflanze des Haferfeldes, ist im ganzen genommen phyletisch weniger wertvoll. Sie lieferte 119 dem Aussehen nach gesunde Samen; hievon keimten im ersten Jahr 53, im zweiten Jahr 4, 63 starben im Keimbett. Von den 53 erstjährigen Sämlingen erwuchsen 16, hievon nur 4 zu Samenträgern mit geitonogam möglicher Deszendenz; wir nennen sie B_1—B_4. Drei Pflanzen blieben ganz unfruchtbar, 5 Pflanzen lieferten einige keimunfähige Samen, 3 Pflanzen durchweg keimunfähige Samen und 1 Pflanze einzelne entwicklungsunfähige Sämlinge. Die 4 Zweitjahrkeimer wurden zu sehr starken blütenreichen Samenträgern, auf deren weitere genaue Verfolgung leider verzichtet werden mußte. Nur die Beschränkung auf eine sehr kleine Nachkommenschaft konnte sichergestellt werden. Die ohne Fremdbestäubung erzielte Nachkommenschaft der Erstjahrkeimer B_1—B_4 ist diese (Tab. 3):

Über 3 Generationen währt hier keine Deszendenz. Sie wird bei B_1 und B_4 allerdings ausschließlich von Erstjahrkeimern getragen, bei B_2 und besonders bei der Deszendenz der linken Seitenachse von B_3 kommt die Beteiligung von Drittjahrkeimern wieder klar zum Ausdruck. Die Blüten an der Hauptachse dieser Pflanze und die an den meisten Nodien von B_4 dienten der Bestäubung mit Pollen der Wiesenform, kommen daher nicht in Betracht. Beachtenswert ist hier der übrigens auch sonst nicht selten

Tabelle 3.

B_1	B_2
Keimung 32 : 5 : 0	Keimung 19 : 5 : 0
11, 10, 3	12, 8, 2 F_2 1, 0, 1
	F_2 3j, 1, 0, 1
	F_3 1, 0, 1
11 Indiv., 10 Samentr., 3 Generat.	15 Indiv., 8 Samentr., 3 Generat

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

B_3 (Seitenachsen)

Rechte Seitenachse		Linke Seitenachse	
Keimung 4 : 2		Keimung 5 : 3	
4, 1, **2**	F_2 1, 1*), **1**	16, 9, **2**	F_2 1, 1, **1**
	F_2 3j, 3, 2, **1**		F_2 3j, 31, 2, **2** F_2 1, 1,
			F_3 1, 0, **1**
			F_3 3j, 1, 1, **1**
8 Indiv., 4 Samentr., 2 Generat.		51 Indiv., 14 Samentr., 3 Generat.	

B_4 (4. Nodium)

Keimung 1 : 1

4, 3, **3**

4 Indiv., 3 Samentr., 3 Generat.

*) Dieser Samenträger war auch Pollenspender für einen Abkömmling der Spätform.

beobachtete Unterschied der Deszendenz der beiden fruchtbaren Seitenachsen von B_3 und der hohe phyletische Wert des einzigen, autogam erzeugten Samens im 4. Blütennodium von B_4[13].

c) Die Spätform.

In drei aufeinanderfolgenden Jahren (1925, 1926, 1927) wurden im August an einem floristisch sehr bekannten Standort aus Innsbrucks Umgebung[14] von mehreren Individuen gesondert Samen geerntet. Das Ergebnis der letzten Jahresernte — sie erstreckte sich auf 14 Pflanzen möglichst ähnlicher Tracht und ist bei allen auf die Hauptachse beschränkt — ist dieses:

Die Samen dreier Pflanzen (an Zahl 63, 81 und 27) lieferten innerhalb der drei Jahre währenden Beobachtung keinen an der Erdoberfläche sichtbaren Keimling; von 4 Pflanzen (mit 32, 101, 93 und 91 Samen) gab es erstjährige, zweitjährige und einmal drittjährige Sämlinge, die sich nicht weiterentwickelten.

Von 5 Pflanzen (deren Samenzahl 136, 147, 57, 103 und 99 war) konnte je eine Folgegeneration gewonnen werden. Sie bestand

[13] Daß hier Fremdbestäubung ausgeschlossen ist, geht aus dem eindeutigen Ackerformcharakter aller 4 Individuen der Deszendenz hervor. Bei Bestäubung mit Pollen der Wiesenform, ein Geschehen, dessen Möglichkeit bei aller Sorgfalt nicht ausgeschlossen ist, wird dieser Charakter immer gestört.

[14] Der Höttinger Graben. Hier hat Heinrich Karl Haussknecht diese „varietas nova *ellipticus*“ entdeckt und hierüber in der 66. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte 1894 in Wien berichtet. Siehe auch Semler 1907.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aus 2—4 Individuen, Erst- und Zweitjahrkeimern. Unter ihnen in drei Fällen war je ein Samenträger mit keimungsfähigen Samen. Nur von zwei Pflanzen — wir nennen sie E_1 und E_2 — stammen Samen, aus denen weitere Folgegenerationen erwachsen konnten. Es sind diese (Tab. 4):

Tabelle 4.

E_1

Keimung 77 : 1 : 5

1, 0, **1**	F_1 8, 6, **2**	F_3 2, 1, **1**	F_2 2, 0, **1**	
			F_2 3j, 5, 1, **1**	
		F_3 3j, 11, 4, **1**	F_2 16, 2, **1**	F_2 3j, 2, 0, **1**
			F_2 3j, 2, 1, **1**	

49 Indiv., 15 Samentr., 5 Generat.

E_2

Keimung 148 : 0 : 3 : 1

0;	F_1 3, 0, **1**			
	F_1 3j, 1, 1, **1**	F_2 1, 1, **1**	F_2 1, 0, **1**	
			F_2 3j, 5, 1, **1**	F_2 2, 1, **1**
		F_2 3j, 7, 4, **1**	F_2 15, 3, **1**	
			F_2 3j, 3, 0, **1**	
		F_2 4j, 1, 0, **1**		

39 Indiv., 11 Samentr., 4 Generat.

Wird die erste Generation, da aus unbekannt entstandenen Samen des Freilands geworden, nicht berücksichtigt, so ergibt sich für E_1 eine autergische Leistung von 4 und für E_2 eine solche von 3 Generationen. Wieder wie bei der Ackerform wird die Deszendenz durch das Zusammenwirken von Zweit- und Drittjahrkeimern getragen. Erstjahrkeimer spielen überhaupt keine Rolle mehr. Dagegen macht sich bei E_2 sogar ein Viertjahrkeimer bemerkbar. Die vegetative Entwicklung der Individuen ist in den Folgegenerationen sehr bescheiden und dementsprechend auch die Zahl der Samenträger unter ihnen verhältnismäßig klein.

Im ganzen also, wie schon eingangs bemerkt wurde, handelt es sich um eine phyletisch sehr wenig potente und trotz größter individueller Fruchtbarkeit auf eng umgrenztem Standort beschränkt bleibende Rasse, deren Erhaltung nur durch Allogamie vorstellbar ist. Wie wir später sehen werden, steigt die Bewertung der phyletischen Potenz der Spätform, wenn die Samenernte aus dem Freilande nicht wie hier auf die Früchte an der Hauptachse beschränkt bleibt, sondern auch die der oft recht mächtigen Seitenachsen mitberücksichtigt werden.

Das Weiterbestehen der Art ist bei zeitweise ausgeschalteter Allogamie nach den geschilderten Versuchen vermöge der durch einige Generationen bewahrten phyletischen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Potenz einzelner Individuen bei allen drei Formen möglich. Auffällige Unterschiede der Autergie ergeben sich jedoch sowohl im Hinblick auf die Anzahl noch leistungsfähiger Individuen in den einzelnen Folgegenerationen als auch bezüglich der Leistung dieser Individuen. Die Anzahl von Individuen mit bevorzugter Autergie ist bei der Wiesenform sehr groß, bei der Ackerform vielleicht etwas geringer, bei der Spätform sicher sehr klein. Die Leistung ist bei der Wiesenform durch die erreichbare Zahl von Folgegenerationen und das Vorwiegen von Erstjahrkeimern als hochwertig zu bezeichnen, bei der Ackerform und noch mehr bei der Spätform sinkt die Bewertung infolge der geringen Zahl erzielbarer Folgegenerationen und des Vorwiegens von Samen etwas verzögerter und auch stark verzögerter Keimbereitschaft. Es besteht also im Bereiche unserer Pflanzenart innerhalb der geprüften Varietäten ein unverkennbarer Zusammenhang zwischen der vegetativen Entwicklung und autergisch möglichen Fortpflanzung: je stärker und je länger andauernd jene, um so geringer diese. Bei später zu besprechenden Versuchen wird uns dieser Zusammenhang zwischen individuellem Wachstum und phyletischer Potenz noch öfter begegnen.

Schon einleitend wurde auf das Vorhandensein von Samen verschieden ausgedehnter Nachreife im Individuum der Wiesenform und auf die für alle Samen unbeschadet der Länge ihrer Ruhezeit im gleichen Abschnitt des Jahres erreichte Keimbereitschaft hingewiesen. Sie erstreckt sich, wie ich nunmehr feststellen kann, für alle drei geprüften Formen gleichzeitig vom Spätherbst des Reife- oder eines späteren Jahres zum folgenden Frühjahr mit einem Maximum nach der Jahreswende. Die Beziehungen zur endogenen Rhythmik der Mutterpflanze, wie sie von Bünning und seinen Mitarbeitern (1948) und von Bünning allein (1949) für viele Samen nachgewiesen wurden, müßte besonders einprägsam der Vergleich der Keimbereitschaft der beiden frühen Formen mit der Keimbereitschaft der Spätform ergeben. Von kaum durchgreifenden Verzögerungen der Keimung innerhalb der Bereitschaftsperiode abgesehen, darf wohl angenommen werden, daß die erst kürzlich wieder zur Unterstützung der Auffassung kolloidchemischer Prozesse als Ursache des Wechsels zwischen Ruhe und Aktivität der Samen von Bünning und E. W. Bauer (1952) festgestellten mannigfaltigen Schwankungen sich Jahr für Jahr bei allen drei Formen zur selben Zeit einstellen. Warum wird aber — das ist die auf Grund dieser Annahme sich vordrängende Frage — die Keimbereitschaft zu feststehender Jahreszeit bei vollkommen gleichen äußeren Bedingungen[15] nicht von allen Samen des Individuums

Als Temperaturgrenzen wurden seinerzeit (1919) 0° und 18° bestimmt. Die Wirkung des Lichtes, das keinesfalls keimungsbedingend ist, vielmehr seinerzeit nur als mögliches, den Samenwert hebendes Agens erkannt worden war, wurde nicht weiter geprüft. Ebenso nicht die Frostwirkung. Obwohl nicht Keimbedingung, scheint dem Froste ein fördernder Einfluß nach Erreichung der Keimbereitschaft des Samens nicht zu fehlen. Keinesfalls hat er aber auf die endogenen Vorgänge einen Einfluß.

erreicht? Warum gibt es in der Nachkommenschaft des Individuums Erstjahr-, Zweitjahr- und Mehrjahrkeimer? Entweder haben wir es mit einer dem einzelnen Samen oder der gleichartigen Samengruppe zukommenden verschieden langer Ausdehnung der ganzen Vorgänge zu tun, die im Samen zur Keimbereitschaft führen — in diese Ausdehnung auf Jahre ist die Jahres rhythmik schwer einzubauen —, oder aber es erreichen jährliche endogene Vorgänge, wenn wir die Gesamtheit der jahreszeitlichen Bedingungen als möglichen auslösenden oder mitwirkenden Faktor vorderhand ausschalten, erst bei ein- oder mehrmalig wiederholtem Ablauf die zur Keimung nötige Vollendung. Dieser Beantwortung der aufgeworfenen Frage entsprechend, habe ich die Keimverzögerung übers Jahr und ihre weitgehende Häufigkeit als Gradmesser der Entwertung des Samenträgers aufgefaßt. Seine Zweitjahrkeimer können allerdings, wie wir gesehen, immer noch von hoher phyletischer Potenz sein. Die Nachkommenschaft der Spätform ist weitgehend von ihnen getragen.

4. Autergisch geprüfte Ergebnisse der Befruchtung von Ackerform-Individuen mit aufbewahrtem Pollen der Wiesenform.

Die Beeinflussung der phyletischen Potenz durch Fremdbestäubung, einem Vorgang, der zunächst nicht anders als allgemein fördernd und für die Existenz der Pflanze bedeutungsvoll aufgefaßt werden kann, wird am raschesten durch den Vergleich der feststehenden autergischen Grenzen von Wiesen- und Ackerform mit der autergisch geprüften Kreuzung erkennbar. Wollte man sichergehen, so müßten hiezu Mutterpflanzen der Ackerform gut bestimmbarer und verschiedener Autergie mit Blütenstaub ebenso bestimmbarer Individuen der Wiesenform belegt und zudem bei beiden Eltern auf die Nodialleistung geachtet werden. Die Einengung der Samenzahl, ein die phyletische Potenz wesentlich beeinflussender Faktor, ist im Experiment leicht durchführbar. Die anderen eben angedeuteten Forderungen sind jedoch kaum erfüllbar.

Die geitonogam durchgeführte mehrjährige Kultur der Nachkommenschaft mußte auf 24 allogam erzielte Ausgangspflanzen beschränkt werden, und sie erforderte trotzdem weitere Einschränkungen. So wurde auf Vorkeimung und damit auf Feststellung des Keimprozents verzichtet. Die Samen wurden unmittelbar in Erde gesetzt und die über dem Erdboden erscheinenden Erstjahr- und Zweitjahrkeimer gezählt. Auf mögliche, aber autergisch, wie wir aus den Vorversuchen wissen, wenig wirksame Dritt- und Mehrjahrkeimer habe ich verzichtet, und es wurden allzu dichte Bestände durch Pikierung in mehrere Gefäße verteilt.

Auf Seite 29 ist eine etwas reduzierte Übersicht über die Samenerzeugung, über ergrünende Keimlinge des ersten und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zweiten Jahres, über erwachsende Individuen und über die Samenträger unter ihnen in den einzelnen Generationen der autergisch leistungsfähigsten Kreuzung zu finden. Wir ersehen daraus folgende, im Einzelfalle zwar graduell verschiedene, aber immer und überall aufscheinende Tatsachen: 1. Viele Keimlinge — aus der Zahl der geernteten und der gesäten Samen erschlossen — erreichen das Tageslicht weder im ersten noch im zweiten Jahr; 2. viele über dem Boden erscheinende Keimlinge sterben im Laufe der Entwicklung ab und 3. nicht alle erwachsenden und zum Teil blühenden Pflanzen werden zu Samenträgern.

Die Mutterpflanzen für diese Versuche sind Erstjahrkeimer einer Freilandernte, Af I—Af VII unmittelbare Nachkommen einer Freilandpflanze, und Af VIII ist unmittelbarer Nachkomme eines zweiten Individuums des gleichen Standortes. Diesem Individuum gehören auch die 5 auf Eigenleistung geprüften und zum Teil recht leistungsfähig erkannten Pflanzen (A_1—A_5 der Tabelle 2 und Seite 19 u. 20) an, und aus jener Geschwistergruppe hat Af VI autergisch eine recht gute Leistung der Blüten seiner Seitenachsen (siehe B_3 S. 22) und Af III leistungsfähige Samen der Früchte des vierten Nodiums gezeigt. So darf wohl angenommen werden, daß allen 8 Mutterpflanzen, deren phänotypische Prägung sehr einheitlich war, eine beachtliche phyletische Potenz zukomme.

Als Blütenstaubspender habe ich 7 der bestentwickelten Individuen aus Linien gewählt, die auf Autergie geprüft wurden; 2 (Wf 2 und Wf 6) boten Gelegenheit, gleichzeitig Vertreter zweier verschiedener Generationen zu verwenden. Die Versuche und ihre Ergebnisse sind im folgenden zusammengestellt:

Af I 1. Nodium × Wf 2 (F_5 mit 2 Folgegener.) bestäubt am 2. VI.: Ernte 30. VI.: 12 Samen, 5 Erstjahrkeimer.
A 7, 6, **2** B 17, 9, **4** C 3, 3, **3** D 15, 10, **3** E 0

2. Nodium } Gleichzeitig mit gleichem Staub. Ernte 30. VI.: 1 Same.
3. Nodium } Kein Nachkomme

4. Nodium × Wf 2 (F_2 der Zweitjahrkeimer von F_3 entspringender Nebenlinie). Bestäubt am 3. VI. ohne Wirkung.

5. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entspringenden Nebenlinie zweiter Ordnung mit 1 Folgegener.). Bestäubt am 4. VI.; Ernte 2. VII.: 3 Samen, 2 Erstjahrkeimer.
A 38, 20, **3** B 59, 29, **4**

6. Nodium × Wf 11 (F_2 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 5. VI., ohne Wirkung.

7. Nodium × Wf 14 (F_4 der Zweitjahrkeimer-Nachkommen von F_1), bestäubt am 6. VI.; Ernte 3. VII.: 2 Samen, keine Nachkommen.

Af II 1. Nodium × Wf 2 (F_5 mit 2 Folgegener.), bestäubt am 2. VI., ohne Wirkung.
2. Nodium × Wf 2 (F_2 der Zweitjahrkeimern von F_3 entspringenden Nebenlinie), bestäubt am 3. VI., ohne Wirkung.
3. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 4. VI.; Ernte 30. VI.: 6 Samen, keine Nachkommen.
4. Nodium × Wf 11 (F_2 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 5. VI.; Ernte 30. VI.: 1 Same, keine Nachkommen.

Af III 1. Nodium × Wf 2 (F_2 der Zweitjahrkeimern von F_2 entspringenden Nebenlinie), bestäubt am 3. VI.; Ernte 30. VI.: 1 Same, 1 Erstjahrkeimer.
58, 15, **5**
2. Nodium gleichzeitig mit gleichem Staub, Ernte 30. VI.: 5 Samen, 2 Erstjahrkeimer.
A 26, 10, **4** B 18, 10, **3**
3. Nodium × Wf 10 (F_5 ohne Nachkommen), bestäubt am 4. VI.; 5. VII.: 1 Same ohne Nachkommen.
4. Nodium Geselbstet am 5. VI.; siehe S. 22 (Indiv. B_4).

Af IV 1. Nodium × Wf 2 (F_2 der Zweitjahrkeimern von F_3 entspringenden Nebenlinie), bestäubt am 3. VI.; Ernte am 30. VI.: 2 Samen, keine Nachkommen.
2. Nodium × Wf 10 (F_5 ohne Nachkommen), bestäubt am 4. VI.; Ernte 30. VI.: 2 Samen, keine Nachkommen.
3. Nodium × Wf 11 (F_2 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 5. VI. ohne Wirkung.
4. Nodium × Wf 14 (F_4 der Zweitjahrkeimer-Nachkommen von F_1), bestäubt am 6. VI.; Ernte 5. VII.: 7 Samen, 2 Erstjahrkeimer ohne Nachkommen.
5. Nodium mit gleichem Staub am 8. VI. ohne Wirkung.

Af V 1. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 4. VI.; Ernte am 2. VII.: 6 Samen, 1 Erstjahrkeimer.
32, 17, **4**
2. Nodium × Wf 11 (F_2 der F_2 entspringenden Seitenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 5. VI.; Ernte 5. VII.: 2 Samen ohne Nachkommen.
3. Nodium, 4. Nodium } × Wf 6 (F_1 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 8. VI.; Ernte 11. VII.: 2 Samen ohne Nachkommen.
5. Nodium × Wf 6 (in F_3 erscheinende Zweitjahrkeimer der F_1 entsprungenen Linie), bestäubt am 9. VI.; Ernte 11. VII.: 2 Samen, 1 Erstjahrkeimer.
1250, 625, **18** (Fl)*
6. Nodium mit gleichem Staub am 10. VI.; Ernte am 11. VII.; 2 Samen ohne Nachkommen.
7. Nodium, 8. Nodium } Blüten am 11. VI. entfernt.

Blüten der Seitenachsen am 11. VI. geselbstet. Erfolg siehe S. 22 (B_3).

* Fl = darüber hinaus ohne Isolation weiterkultiviert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Af VI 1. Nodium × Wf 11 (F_2 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 5. VI.; Ernte 11. VII.: 3 Samen ohne Nachkommen.
2. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 8. VI.; Ernte 11. VII.: 1 Samen ohne Nachkommen.
3. Nodium × Wf 6 (in F_3 erscheinender Zweitjahrkeimer der F_1 entsprungenen Linie), bestäubt am 9. VI.; Ernte 11. VII.: 2 Samen ohne Nachkommen.
4. Nodium mit gleichem Staub am 10. VI.; Ernte 11. VII.: 5 Samen, 2 Erstjahrkeimer.
A 464, 238, **11** B 1552, 811, **17** (Fl)

Af VII 1. Nodium × Wf 11 (F_2 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 5. VI. ohne Wirkung.
2. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entspringenden Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 8. VI.; Ernte 11. VII.: 9 Samen, 4 Erstjahrkeimer.
A 27, 15, **7** B 3, 2, **2** C 0 D 0
3. Nodium gleichzeitig und mit gleichem Staub, ohne Wirkung.
4. Nodium × Wf 6 (in F_3 erscheinende Zweitjahrkeimer der F_1 entsprungenen Linie), bestäubt am 10. VI.; Ernte 11. VII.: 3 Samen, 2 Erstjahrkeimer.
A 3, 2, **2** B 4, 1, **2**
5. Nodium gleichzeitig und mit gleichem Staub, Ernte 11. VII.: 1 Same, keine Nachkommen.

Af VIII 1. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entsprungenen Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 4. VI.; Ernte am 2. VII.: 3 Samen, 2 Erstjahrkeimer.
A 0 B 41, 32, **5**
2. Nodium × Wf 14 (F_4 der Zweitjahrnachkommen von F_1), bestäubt am 6. VI.; Ernte 5. VII.: 12 Samen, 6 Erstjahrkeimer.
A 145, 75, **12** B 8, 7, **3** C 37, 8, **3** D 21, 7, **3** E 0 F 0
3. Nodium, 4. Nodium × Wf 6 (F_1 der F_2 entsprungenen Nebenlinie 2. Ordnung), bestäubt am 8. VI.; Ernte 5. VII.: 1 Same ohne Nachkommen.
Nodium × Wf 6 (in F_3 erscheinender Zweitjahrkeimer der F_1 entsprungenen Linie), bestäubt am 10. VI.; Ernte 11. VII.: 9 Samen, 3 Erstjahrkeimer.
A 111, 78, **9** B 0 C 0
6. Nodium gleichzeitig mit gleichem Staub, Ernte 11. VII.: 4 Samen, 2 Erstjahrkeimer.
A 6, 5, **3** B 0
7. Nodium gleichzeitig mit gleichem Staub, ohne Wirkung.

Wie nicht anders zu erwarten, zeigt sich uns hier eine große Mannigfaltigkeit. Wenn wir von der verschiedentlich begründbaren, unwirksamen Bestäubung sowie von der den Samenansatz (und damit die Samenzahl) regelnden Keimkraft der Pollenkörner völlig absehen und nur die tatsächlich erzielten gesunden Samen in Betracht ziehen, so sehen wir vom Tiefpunkt fehlender Weiterentwicklung bis zum Heranwachsen zu Individuen ansehnlicher Eigenleistung alle Grade pflanzlicher Lebensfähig-

keit vertreten. Diese graduelle Verschiedenheit betrifft die Samen einer Kapsel oder eines Nodiums ebensogut wie die Samen aus verschiedenen Nodien des Individuums und die Abkömmlinge derselben Mutter. Wir erkennen daraus, daß die Allogamie nicht unbedingt phyletisch fördernd wirken muß, daß aber ganz erstaunliche Leistungen dann erzielt werden, wenn die richtige Kombination der elterlichen Faktoren getroffen wurde. Neben diesem wesentlichen Einblick in die begrenzte und keineswegs allgemeine Erhöhung der phyletischen Potenz durch Fremdbestäubung können die Versuche wohl nur als Stichproben in die kaum faßbaren Gegebenheiten gewertet werden.

So dürfte das völlige Versagen von Af II und Af IV bei verschiedener Bestäubung auf herabgesetzten phyletischen Wert der beiden Individuen hindeuten, ebenso die stets geringere Leistung des Blütenstaubes von Wf 10 und Wf 11 auf Minderwertigkeit dieser beiden Staubspender. Die autergische Leistung ist bei Wf 10 in der Tat Null, bei Wf 11 noch für eine Folgegeneration ausreichend. Wf 14, autergisch noch zu einer Folgegeneration befähigt, liefert nur für Af VIII sehr wirksamen Pollen, nicht gleichwertig ist er aber für Af I und Af IV. Die gewaltige Förderung durch Fremdbestäubung, die Af V und Af VI mit Pollen von Wf 6 erfahren haben, deren Kinder autergisch nicht zu Ende geprüft wurden, kann auf die hohe phyletische Potenz der beiden Individuen — für Af VI hatte schon die Autergie der Seitenachsen hiefür Wahrscheinlichkeit geboten —, auf den Wert des fast überall positiv wirkenden Blütenstaubes einer bestimmten Generation von Wf 6 und schließlich auf die günstige Nodiallage zurückgeführt werden.

Für diese zwei Individuen besten Autergiegewinnes und das dem Vergleiche dienliche zweite Individuum aus Af VI × Wf 6 (4. Nodium) sei die genaue Darstellung der Eigenleistung beigefügt. Sie schafft Kenntnis vom Anteil, den Zweitjahrkeimer an den betreffenden Stammbäumen haben, und soll für die Besprechung weiterer Versuche Grundlage sein (Tab. 5).

Die Samenernte und -keimung in den einzelnen Generationen des in Tabelle 5 dargestellten Stammbaumes von Af V × Wf 6, 5. Nodium.

Unberücksichtigt sind die in F_2 bis F_8 Zweitjahrkeimern entspringenden Linien, die für den Weiterbestand des Stammbaums nicht in Frage kommen.

Es gibt an: Die erste Zahl die Zahl der Individuen, in Klammern die Samenträger unter ihnen. Die zweite Zahl die Zahl der geernteten, gesunden Samen, die dritte Zahl die Erstjahrkeimer, die vierte Zahl die Zweitjahrkeimer; beide in Klammern, wenn ein Teil bald nach dem Erscheinen über der Erde einging. Nicht eingeklammert sind die sich weiterentwickelnden Keimlinge (Tab. 6).

Die sieben Generationen der in F_{10} erscheinenden Zweitjahrkeimer (61) verlängern den Stammbaum zu 16, die in F_6 dieser Linie erscheinenden Zweitjahrkeimer (43) mit 4 Generationen zu 18 Generationen. Die weiterhin

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 5.

Af V × Wf 6

5. Nodium

203, 101, **12**	F_3 117, 92*), **7**	F_2 1, 1, **1**		
		F_4 73, 58, **4**	F_2 106, 56, **4**	F_2 7, 0, **1**
				F_3 1, 0, **1**
				F_4 3, 1, **2**
			F_3 12, 7, **2***)	
		F_5 38, 36, **2**	F_2 62, 22, **2**	F_2 1, 0, **1**
		F_7 10, 7, **2**		
		F_8 1, 0, **1**		
	F_4 3, 2, **2**	F_3 7, 6, **2**	F_2 10, 3, **1**	
			F_3 66, 20, **3**	F_2 9, 0, **1**
				F_3 1, 1, **1**
	F_8 11, 10, **2**	F_2 24, 5, **2**		
	F_9 2, 1, **1**			
	F_{10} 232, 84, **7**	F_6 182, 84, **4** Fl	F_2 44, 23, **2** Fl	
			F_3 8, 7, **1** Fl	
		F_7 6, 5, **3** Fl		
		F_8 10, 6, **2** Fl		

1250 Indiv., 625 Samentr., 18 Generat.

*) Darunter Blütenstaubspender.

auftretenden Zweitjahrkeimer mit 3 und 2 Generationen verlängern den Stammbaum bis zur Ermöglichung von Allogamie — sie ist durch das der Keimzahl beigesetzte Fl (= Freiland) gekennzeichnet — nicht mehr.

Der Stammbaum ist auch mit diesen 18 Generationen nicht abgeschlossen. Die den mit Fl bezeichneten Generationen folgende Nachkommenschaft ist im Freilande ohne Isolierung erwachsen und soll erst später berücksichtigt werden. Wir ersehen aus der Zusammenfassung der reichen Nachkommenschaft dieses Erstjahrkeimers die große Bedeutung von Zweitjahrkeimern für die Erhaltung des Stammbaumes. Die primäre Erstkeimerlinie währt nur durch 12 Generationen. Der weitere Stand wird, wie aus der beigefügten Samenernte und Keimungsübersicht vielleicht noch klarer hervorgeht, durch die in F_{10} beginnende und 7 Generationen währende Zweitjahrkeimern entspringende Linie auf 16 und durch die Zweitjahrkeimern dieser Linie enstammende Nebenlinie auf 18 Generationen ausgedehnt.

Die Neigung später, ganz fortpflanzungsunfähiger oder nur teilweise fortpflanzungsfähiger Generationen zu starker vegetativer,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

12 Generationen

F_1 1 56 : 15 : 0
F_2 14 (11) 291 : 26 : 1
F_3 26 (13) 94 : 11 : 2
F_4 9 (6) 74 : 9 : 0
F_5 8 (5) 89 : 8 : 0
F_6 5 (5) 147 : 18 : 0
F_7 9 (8) 435 : (20) 8 : (12) 10
F_8 8 (7) 155 : (69) 57 : (3) 2
F_9 57 (36) 694 : (21) 9 : (77) **62**
F_{10} 9 (3) 36 : (4) 2 : (3) 0
F_{11} 2 (2) 140 : (74) 55 : 0
F_{12} 55 (5) 27 : 0 : 0
F_{13}
F_{14}
F_{15}
F_{16}
F_{17}
F_{18}

F_{15}
F_{16}
F_{17}
F_{18}

F_{16}
F_{17}
F_{18}

7 Generationen

F_1 **61** (22) 318 : (113) 52 : (1) 0
F_2 52 (8) 33 : 1 : 0
F_3 1 (1) 95 : 23 : 0
F_4 23 (15) 355 : (90) 72 : 0
F_5 60 (22) 336 : (24) **16** : 52 **(44)**

. . . . . .

F_6 16 (9) 188 : (30) 19 : **1**

. . . . . .

F_4 19 (7) 35 : 0 : **2**

4 Generationen

F_1 **43** (23) 450 : (70) 55 : (37) **22**
F_2 55 (16) 245 : (64) 27 : (88) **8**
F_3 27 (8) 160 : 57 : (34) 23 Fl
F_4 57 (37) 240 : (21) 16 Fl : (32) 30 Fl

3 Generationen

F_1 **1** (1) 28 : (8) 3 : 0
F_2 3 (2) 43 : (10) 2 : 11 Fl
F_3 2 (2) 22 : (3) 1 : (8) 6 Fl

2 Generationen

F_1 **2** (2) 39 : (13) 11 : (9) 6 Fl
F_2 8 (4) 107 : 0 : 0

2 Generationen

F_1 **22** (11) 62 : 22 : (6) 2 Fl
F_2 22 (12) 35 : (1) 0 : (7) 3 Fl

1 Generation

F_1 **8** (7) 79 : (11) 4 Fl : (6) 1 Fl

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit ansehnlicher Samenproduktion verbundener Entwicklung hat sich zunehmend bemerkbar gemacht.

Aus dem Stammbaum der Pflanze A ist folgendes zu ersehen:

Erstjahrkeimer in ununterbrochener Folge nur durch 5 Generationen. Die ansehnliche Zahl von 11 Generationen wird hauptsächlich durch die in F_4 erscheinenden Zweitjahrkeimer und durch ihre 8 Generationen währende und fünfmal durch Zweitjahrkeimer erweiterte Nebenlinie erreicht. Der abnehmende Wert dieser von F_3 bis F_7 in jeder Generation der Nebenlinie auftretenden Erweiterungen ist unverkennbar. Zuerst währt sie durch 5 Generationen mit abermaligen Erweiterungen, sodann durch 2 Generationen mit Erweiterung, schließlich gibt es nur eine Generation ohne Nachkommenschaft. Die in F_6 durch Zweitjahrkeimer geschaffene Erweiterung währt zwar noch 3 Generationen, sehr zurückgegangen ist aber im Verhältnis zur Individuenzahl die Zahl der Samenträger, eine schon in früheren Generationen bald mehr, bald weniger sich aufdrängende Erscheinung.

Der inhaltsreichere und länger währende Stammbaum der Pflanze B aus gleicher Frucht entspricht im allgemeinen dem Bilde, das bei A gewonnen wurde; auch hier wird der Weiterbestand durch häufig wiederholtes Eintreten von Zweitjahrkeimern gewährleistet. Die 17 Generationen werden nach zehnjähriger ununterbrochener Folge von Erstjahrkeimern nur durch Nachkommen der in F_3 entstandenen Zweitjahrkeimer erreicht. Ihre 8 Generationen, erweitert durch wiederholtes Eintreten von Zweitjahrkeimern mit kurzwährender oder fehlender Folge, bieten jedoch kein abschließendes Bild der Eigenleistung. Denn in der letzten Generation dieser Linie wurde bestimmten Individuen fremder Blütenstaub zugeführt; sie haben einem besonderen Versuche gedient. Auch bei vielen späteren Erweiterungen fehlt der Abschluß, worauf das beigesetzte Fl hinweist. Hier liegen wie bei Af V × Wf 6 ohne Isolierung gewonnene Folgen vor, von denen später zu sprechen sein wird. Immerhin ist schon das Vorliegende ein genügender Beleg für die sehr starke Autergie der Ausgangspflanze, und der Unterschied zwischen Individuen gleicher Herkunft tritt beim Vergleich mit der bis zum Erlöschen verfolgten Nachkommenschaft von Pflanze A klar zutage.

Die allmählich fortschreitende Senkung der Stammestüchtigkeit äußert sich durch Zunahme der Zweitjahrkeimer, durch ihre meist fehlende oder

Tabelle 7.

Af VI × Wf 6 4. Nodium

Pflanze A

51, 34, **5**	F_3 2, 2, **1**	F_2 1, 1, **1**		
	F_4 101, 85, **8**	F_3 37, 22, **5**	F_2 21, 8, **1**	
			F_4 5, 0, 1	
		F_4 20, 19, **2**	F_2 81, 23, **2**	F_2 2, 0, **1**
		F_5 14, 5, **1**		
		F_6 112, 39, **3**		
		F_7 16, 0, **1**		
	F_6 1, 0, **1**			

464 Indiv., 238 Samentr., 11 Generat.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 7.

Af VI × Wf 6 4. Nodium

Pflanze B

90, 44, **10**	F_3 220, 178, **8***) Fl	F_2 3, 1, **2**				
		F_5 5, 5, **1** Fl				
		F_6 6, 4, **1**	F_2 4, 2, **1**			
		F_7 76, 22, **3**	F_2 5, 0, **1**			
			F_3 5, 2, **2**	F_3 62, 40, **4**	F_2 1, 1, **1**	
					F_3 37, 22, **1**	
					F_4 10 Fl	
					F_5 28 Fl	
		F_8 106, 47, 6	F_2 18, 9, 2	F_3 30, 25, **2**	F_2 42, 33, **2** Fl	F_2 35 Fl
					F_3 32, 25, **1** Fl	
			F_3 5, 5, **1**	F_2 107, 68, **2**	F_2 87, 79, **2** Fl	F_2 69 Fl
				F_3 47, 25, **1** Fl		
			F_4 25, 13, 3	F_2 68, 29, **3** Fl	F_2 16, 5, **2**	
					F_3 51 Fl	
			F_5 30, 21, 2	F_2 106, 63, **2** Fl	F_2 34 Fl	
				F_3 17, 5, **1**		
			F_6 17, 10, 3	F_2 3, 1, **1**		
	F_7 18, 11, **3**	F_2 18, 4, **1**	F_2 2, 0, **1**			
	F_8 11, 9, **2**	F_2 6, 3, **1**				

1552 Indiv., 811 Samentr., 17 Generat.

*) Ihrer letzten (achten) Generation wurde teilweise fremder Blütenstaub zugeführt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

äußerst geringe Nachkommenschaft, dementsprechend durch Zunahme nicht oder wenig fruchtender Individuen. Dies kann in ausgedehntem Maße auch hier von Riesenwuchs begleitet sein.

Wenn aus gleichem Nodium, wie neben dem beschriebenen Falle weitere Fälle gezeigt haben, und bei geringer Samenzahl Pflanzen verschiedener Leistung erstehen, so darf wohl auf Grund der erwiesenen Abhängigkeit der Autergie von der Herkunft der elterlichen Gone angenommen werden, daß die Kombination der elterlichen Anlagen eine sehr variable Größe ist und im einzelnen Individuum die übernommenen mütterlichen und väterlichen Anlagen in mannigfaltigster Weise zusammenwirken, bald sich zu vollwertigen Lebensgetriebe ergänzend, bald einander in verschiedenem Grade fördernd, bald störend, vielleicht auch die Wirkung vernichtend.

Eine Analyse der kaum übersehbaren Lebensfaktoren ist unmöglich, wohl aber lassen sich in gewohnter Weise zwei Anlagenkomplexe herausschälen, die zu bester Eigenleistung gut gegeneinander abgestimmt sein müssen: die Anlagen der vegetativen und die Anlagen der reproduktiven Sphäre. Verfolgt man in den Stammbäumen der leistungsfähigsten Ausgangspflanzen die Generationen in Richtung Vergangenheit, so werden bald früher, bald später immer wieder Individuen angetroffen, die diese Ausgeglichenheit, für die Ausgangspflanze die geforderte Voraussetzung, weitgehend besitzen müssen. Denn auf sie und oft auf ein einzelnes Individuum geht die ganze Generationenfolge mit ihren zahlreichen Nebenlinien zurück. Das Individuum bester Leistung vereinigt meist mit der vegetativen Kraft der Mutter die Blühfreude des Vaters. Von der Ackerform stammt die erhöhte Laubblattzahl, die stärkere Verzweigung, von der Wiesenform das frühe Erblühen. Von solcher Ausgeglichenheit ausgehend, spalten sich Phänotypen nach beiden Richtungen und in jeder Richtung verschiedenen Grades ab: Nach der einen als Äußerstes die fast reine Ackerform mit sehr rasch erlöschender Autergie, nach der anderen die Wiesenform mit auf 4 Paare reduzierter Beblätterung und stark verlängertem Infloreszenzanteil der unverzweigten Achse. Über diese Feststellung hinaus ist bei dem reichen Abfall eine genaue faktorielle Analyse des Erbganges einzelner Merkmale unmöglich[16].

[16] Über die Erklärungsversuche der Vererbung quantitativer Eigenschaften, die hier vor allem in Frage kommen, hat u. a. K. Bartels (1940) sehr eingehend berichtet und schon für eine einzige solcher Eigenschaften, für die mit der Blütezeit gekoppelte Stengellänge des Leins, polymere Veranlagung erschlossen.

Die Tendenz zur offenen Rachenblüte der Wiesenform wurde durchschnittlich bei der Hälfte der erblühenden Pflanzen jeder Herkunft gefunden. Im Stammbaum von Af V × Wf 6 tritt sie in F_1 bis F_5 bei der Hälfte, in F_6 bis F_8 mehr als zur Hälfte, in F_9 bis F_{10} etwa zu einem Drittel und in F_{11} bis F_{18} zu zwei Drittel der erblühenden Individuen auf. Die dunklen Seitenflecke der Wiesenformunterlippe sind im ganzen ungefähr zu einem Drittel bis zu zwei Dritteln in den Nachkommen der einzelnen Ausgangspflanzen zu finden. Im Stammbaum von Af V × Wf 6 wurde dieses Merkmal in F_1 bis F_5 zu einem Fünftel, in F_6 bis F_8 ebenso, in F_9 bis F_{10} überhaupt nicht und in F_{11} bis F_{18} in ganz wenigen Fällen angetroffen. In dieser Beziehung nimmt der Wiesenformcharakter demnach ab, in bezug auf die Tendenz zur offenen Rachenblüte hat er eher zugenommen.

Das zugespitzte Blatt der Ackerform tritt selten auf; dieses Merkmal scheint rezessiven Charakters zu sein. Hingegen überwiegt der schmale Samenrandflügel der Ackerform zunehmend und wird gegen Ende alleinherrschend.

Mit dem von der Ackerform stammenden Auftreten stärker verzweigter Individuen in einzelnen Generationen hat sich eine bisher noch nicht bekannte Verteilung der phyletischen Potenz im Individuum ergeben: Der Bestwert verschiebt sich von der Hauptachse in die Seitenachsen. Auf diese Tatsache, die genau so wie die nodiale Mittellage der wertvollsten Samenquelle und die überragende Autergie der wenig wüchsigen Wiesenform offenbar mit dem Streckungswachstum zusammenhängt, wird später zurückzukommen sein. Sie ist bei der reich verzweigten Spätform besonders ausgeprägt.

5. Unterbrechung geitonogam erzeugter Linien durch fremden Blütenstaub bekannter Herkunft und Weiterkultur nach voller Freigabe der Bestäubung.

Zweimal wurde in die auterge Deszendenz des fortpflanzungstüchtigen Individuums B aus dem 4. Nodium von Af VI × Wf 6 durch Fremdbestäubung eingegriffen. Jedesmal in der achten Generation der von Zweitjahrkeimern in F sich herleitenden Linie (siehe S. 33, F_3 220, 178, **8** Fl). Als Blütenstaubspender diente das eine Mal ein Individuum derselben Generation, das andere Mal ein Zweitjahrkeimer der dritten Erweiterung des Stammbaums von Af V (5. Nodium) × Wf 6 durch Zweitjahrkeimer (siehe S. 30 F_3 12, 7, **2**), also eine Pflanze sehr entfernter Verwandtschaft[17].

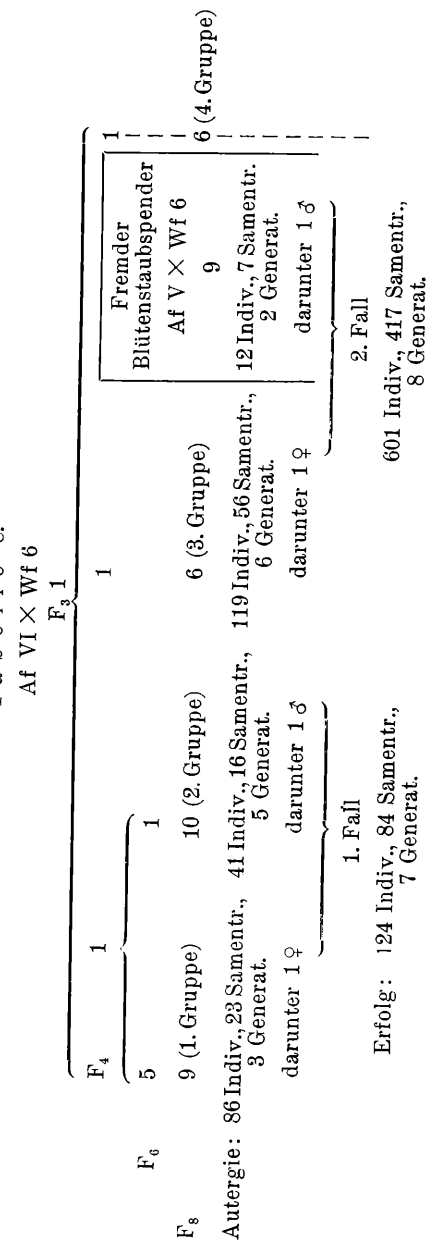
Die herangezogene achte Generation besteht aus 31 Individuen, die in 4 Gruppen getrennter Aszendenz zerfallen, von

Die den beiden Ackerformindividuen V und VI gemeinsame Mutterpflanze erwuchs im Freilande vor 11 Jahren.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 8.

Af VI × Wf 6



denen nur 3 für die Eingriffe in Betracht kommen. Der 4. Gruppe entstammen die vielen, in fortgesetzt geitonogamer Heranzucht mit Zweitjahrkeimern beginnenden Linien des Stammbaums (siehe S. 33, F_8 106, 47, **6** und daraus werdende Generationen).

Aus der nebenstehenden Übersicht ist nicht nur das Wesentliche der Aszendenz der vier Gruppen, sondern auch ihre fernere Autergie und der autergie Erfolg der durchgeführten Fremdbestäubung ersichtlich gemacht. Eingeschaltet ist der Blütenstaubspender aus Af V × Wf 6 (Tab. 8).

Die Bedeutung allogamer Verbindung und in beiden Fällen ihr fördernder Einfluß geht aus dem Vergleich der jeweiligen Leistung klar hervor. Sehr beachtenswert ist der kaum merkliche Einfluß des ferneren Verwandtschaftsgrades und die in diesem Falle wohl sicher dem autergisch schwachen Pollenspender zuzusprechende bescheidenere Erhöhung der Generationen.

Ergänzend sei noch einiges mitgeteilt.

Zum ersten Falle: Aus der Neunergruppe wurde ein Individuum mittlerer Höhe mit schwacher Verzweigung und 7 Laubblattpaaren als Mutter-

Tabelle 9.

Mutterpflanze aus der 1. Gruppe (9 Individuen, 7 Samenträger)	Blütenstaubspender aus der 2. Gruppe (10 Individuen, 9 Samenträger)
84, 23, 3 F_1 1, 0, 1 F_2 1, 0, 1	41, 16, 5 kein Zweitjahrkeimer
86 Indiv., 23 Samentr., 3 Generat.	41 Indiv., 16 Samentr., 5 Generat.

Allogamer Erfolg:

9, 2, 3	F_3 5, 1, 2	F_2 16, 8, 4	F_2 21, 15, 2	F_2 4, 4 Fl F_3 6, 3 Fl
			F_3 40, 38, 2 Fl	F_2 31, 12 Fl

124 Indiv., 84 Samentr., 7 Generat.

pflanze, aus der Zehnergruppe ein großes, gut verzweigtes Individuum mit 6 Laubblattpaaren als Pollenspender gewählt. Bestäubt wurden die Blüten des zweiten Nodiums. Das Ergebnis ist in Tabelle 9 genauer dargestellt.

Die Förderung der phyletischen Potenz durch die Fremdbestäubung äußert sich also durch Verlängerung des Stammbaums, Vermehrung der Individuenzahl und Vermehrung der Samenträger unter ihnen, also durch Erhöhung des Wertes der ganzen Nachkommenschaft. Der Unterschied gegenüber den älteren Generationen wird noch auffallender, wenn berücksichtigt wird, daß die Folgegenerationen hier nur zwei Samenträgern entstammen, während in beiden Elterngruppen 7 und 9 Samenträger mit zum Teil recht starker unmittelbarer Nachkommenschaft zur Verfügung standen. Zudem ist, wie das Fl andeutet, der Stammbaum noch nicht abgeschlossen. Von seiner Fortsetzung wird später die Rede sein. Erkauft wird die Erhöhung des phyletischen Wertes durch eine auffallende Verzögerung der Keimbereitschaft der Samen. Erst die Nachkommenschaft der zweiten Abgliederung von Zweitjahrkeimern währt etwas länger, durch vier Generationen. Von ihr stammt die große, durch wiederholtes Eintreten von Zweitjahrkeimern erweiterte fernere Nachkommenschaft ab.

Phänotypisch überwiegt die schon für die Auswahl der Eltern maßgeblich gewesene gekräftigte Wiesenform.

Zum zweiten Falle: Das aus der Sechsergruppe als Mutterpflanze gewählte Individuum ist eine sehr große, verzweigte Wiesenform mit 7 Laubblattpaaren. Den Blütenstaub lieferte eine große unverzweigte Pflanze gleicher Form und Entwicklung. Es handelt sich also wieder um die Verbindung zweier Pflanzen von gleichem Phänotypus. Bestäubt wurde die untere Hälfte des Blütenstandes; die Blüten der oberen Hälfte blieben sich selbst überlassen. Die geitonogam erstandene Gefolgschaft dieser Verbindung im Vergleiche mit der Deszendenz der Elterngruppen ist, genauer dargestellt, diese (Tab. 10):

Ist auch die Gruppe, der die Mutterpflanze diesmal angehört, phyletisch wertvoller als im vorhergehenden Versuche und die phyletische Potenz der väterlichen Gruppe bedeutend geringer, so tritt die werterhöhende Wirkung der Fremdbestäubung doch ganz klar in Erscheinung. Sie ist auch hier durch Tatsachen belegt, die wir alle aus dem vorhergehenden Versuche kennen; es ist jede bis auf die Zahl der Generationen in verstärktem Maße

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 10.

Mutterpflanze aus der 3. Gruppe (6 Individuen, 5 Samenträger)	Blütenstaubspender aus Af V × Wf 6 (9 Individuen, 5 Samenträger)
70, 20, **3** F_2 5, 5, **2** F_2 6, 4, **3**	12, 7, **2**
F_3 25, 20, **2** F_2 12, 6, **2**	kein Zweitjahrkeimer
F_3 1, 1, **1**	
119 Indiv., 56 Samentr., 6 Generat.	12 Indiv., 7 Samentr., 2 Generat.

Allogamer Erfolg:

40, 17, 3	F_2 47, 19, **2**	F_2 10, 5, **3**	F_3 13, 10, **1**	
		F_3 65, 41, **4**	F_2 91, 74, **3**	F_2 29, 28 Fl
				F_3 11, 10 Fl
			F_3 41, 20, **2**	F_2 9, 3 Fl
	F_3 65, 45, **6**	F_2 124, 83, **5**	F_3 25, 18, **2**	F_2 2, 2 Fl
			F_4 17, 15 Fl	
			F_5 3, 2 Fl	
		F_4 40, 29, **2**	F_2 11, 11 Fl	
			F_3 1, 0, **1**	
		F_5 5, 3, **2**	F_2 1, 1, **1**	
		F_6 4, 3 Fl		
		F_7 7, 7 Fl		

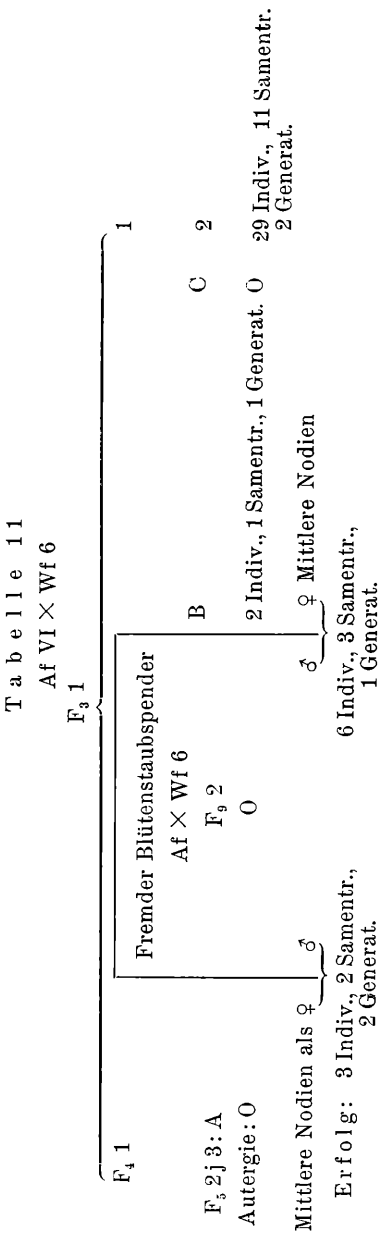
601 Indiv., 417 Samentr., 8 Generat.

gegeben. Und dies trotz dem recht bescheidenen Werte des Pollenspenders. Auf die noch stärker als im vorhergehenden Falle sichtbare Erweiterung des Stammbaumes durch wiederholtes Auftreten von Zweitjahrkeimern und auf die hiedurch gegebene Ähnlichkeit mit dem Stammbaum nicht nur der mütterlichen Gruppe, sondern auch des Ausgangsindividuums B von Af VI, sei noch besonders hingewiesen.

Demgegenüber steht die zwar noch nachweisbare, aber äußerst bescheidene Wirkung der Allogamie bei Übertragung des Pollens einer späteren Generation (F_9) von Af V × Wf 6 auf zwei Zweitjahrkeimer in F_5 der eben herangezogenen Seitenlinie von Af VI × Wf 6. Wie vorhin übersichtlich zur Erfassung der Aszendenz und der jeweiligen Autergie dargestellt, ergibt sich dieses (Tab. 11):

Phänotypisch sind die Mutterpflanzen noch kräftige Wiesenformen, die Blütenstaubspender sehr fruchtbare, aber jeder Autergie bare Individuen mit stärkerem Ackerformeinschlag, die wenigen Nachkommen schwächliche Pflanzen von Wiesenform.

Im Vergleich zu den geselbsteten Blüten der Individuen A und B, also zur Eigenleistung dieser zwei Pflanzen, macht sich ganz offenbar eine kleine



Förderung durch die Fremdbestäubung bemerkbar. Nicht unberücksichtigt darf aber bleiben, daß zur Bestäubung die an sich wertvolleren Blüten der Blütenstandsmitte gewählt wurden. A pflanzt sich überhaupt nur auf Grund der Fremdbestäubung fort, C ist völlig untüchtig. Gegenüber der geitonogam erzielten Nachkommenschaft der phyletisch wertvolleren Zweiergruppe ist keine Förderung durch Allogamie feststellbar. Eine Folgegeneration, durch einzelne Zweitjahrkeimer auf zwei erweitert, ist der Erfolg trotz verschiedener Individuenzahl hier wie dort.

Wir verfolgen schließlich die Deszendenz der auf Eigenleistung nicht abschließend geprüfter Pflanzen, in deren Stammbäumen die Bezeichnung Fl (= Freiland) den betreffenden Zweigen beigefügt ist, durch weitere vier Jahre ohne Isolation. Es beschränkt sich also in dieser Zeit die Versuchsarbeit auf individuelle Samenernte, Samenprüfung und Aussaat, die Bestäubung erfolgte unter den gegebenen Bedingungen ohne Einschränkung.

Die Töpfe mit den erwachsenen Pflanzen wurden ohne bestimmte Reihung im Freien belassen, die Blüten ununterbrochen und ausnahmslos von Hummeln beflogen und gründlich bestäubt. Zufuhr von Blütenstaub aus weiterer Umgebung blieb ausgeschlossen.

Die Ergebnisse sind in den folgenden Tabellen, die den entsprechenden Stammbäumen auf Seite 30, 33 genau angepaßt sind, übersichtlich dargestellt, wobei die Gruppierung der Individuenzahlen nach Jahrgängen diese ist:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1945 Erstjahrkeimer

daraus:	1946 Erstjahrkeimer	1947 Zweitjahrkeimer
und aus diesen:	1948	1949

1946 Zweitjahrkeimer

daraus:	1947 Erstjahrkeimer	1948 Zweitjahrkeimer
und aus jenen:	1948	1949

Die rechteckig umrandete Zahl zeigt die Individuen an, die der letzten, noch isoliert gezogenen Generation der betreffenden Linie angehören. Entspricht sie der im betreffenden Stammbaum auffindbaren Zahl nicht[18], so ist diese der umrandeten Zahl vorgesetzt. In runden Klammern ( ) beigefügt ist jeweilig die Zahl der Samenträger, wenn sie sich von der Gesamtzahl unterscheidet. Angebaut wurde die Ernte der letzten isoliert wachsenden Generation — also von 1945 — und die der freien Bestäubung überlassenen Generationen von 1946 und 1947. Da das Saatgut von 1948 nicht mehr verwendet wurde, kamen 1949 nur mehr die Zweitjahrkeimer von 1947 zur Beobachtung.

Um Worte zu sparen und Wiederholungen zu vermeiden, sei der Stammbaum von Af V (5. Nodium) × Wf 6 (siehe S. 30) mit **A**, der Stammbaum von Af VI (4. Nodium) × Wf 6, Individuum B (siehe S. 33) mit **B**, der Stammbaum der kürzeren Folge einer Fremdbestäubung in B (siehe S. 37) mit **C** und der Stammbaum der längeren Folge einer Fremdbestäubung in B (siehe S. 38) mit **D** bezeichnet. Die in eckigen Klammern [] beigeschlossenen Ziffern beziehen sich auf Hinweise des Textes (Tab. 12).

Ganz allgemein ist entweder das nach den bisherigen Erfahrungen zu erwartende gänzliche Fehlen von Erstjahrkeimern aus isolierten Vorfahren oder die Unwirksamkeit der Fremdbestäubung auf diese zu erkennen. Ausnahmen sind, besonders auffällig, **A** 1 und vielleicht **B** 2. Demgegenüber läßt sich über die ersichtliche Förderung der Zweitjahrkeimer keine Regel feststellen. Die Förderung kann ganz fehlen, so bei **C** 1 und 2, oder wenig wirksam erscheinen wie bei **B** 1 und 2 und in leicht auffindbaren Fällen bei **D**. Sie kann durch das Überwiegen von Erstjahrkeimern in der Nachkommenschaft als erwiesen gelten, so bei **A** fast durchwegs, entweder schon in der ersten oder in der folgenden freien Generation, ebenso bei **B**, an leicht auffindbaren Stellen bei **C** 3, bei **D** 1, 2 und 3. Sie wirkt sich schließlich nicht nur mehr oder weniger die Art erhaltend, sondern darüber hinaus die Art vermehrend aus. So etwa bei **A** 2, 3, 4 bei **B** 3, 4, 5, bei **D** 2, 3.

Wie lange sich diese kleine im Versuche vorliegende Gemeinschaft, die von zwei allogam mit Pollen gleicher Quelle befruchteten Individuen abstammt, weiterhin hätte halten können, wenn sie der freien Bestäubung innerhalb ihrer Grenzen überlassen worden wäre, ist schwer zu sagen. Jedenfalls ist gezeigt worden, daß trotz weitgehender Schwächung durch mehrjährige Geitonogamie neben unwirksamem doch noch verschiedengradig wirk-

[18] Dies trifft des öfteren zu, da die im Stammbaum erscheinende Zahl alle Individuen in sämtlichen Generationen der betreffenden Seitenlinie angibt, hier aber nur ihre letzte Generation in Betracht kommt.

samer Pollen vorhanden war, der bei entsprechender Übertragung den Weiterbestand bestimmter Linien durch zwei Generationen ermöglichen konnte. Wie sich nun innerhalb dieser zwei Generationen Abgänge eingestellt haben, so müssen sich auch innerhalb der vorderhand fortpflanzungstüchtigsten Gruppen, denen der Bestand für die nächsten Jahre am ehesten zugeschrieben werden könnte, fortgesetzt Abgänge einstellen, und ein Ende dieser Gemeinschaft ist früher oder später anzunehmen. Ganz anders würde es um sie stehen, wenn Allogamie wiederholt eingegriffen hätte.

Lassen sich die gewonnenen Erfahrungen auch keineswegs restlos auf naturgegebene Standortverhältnisse übertragen, so wird doch durch die, wie sich gezeigt hat, immer noch mögliche allogame Beeinflussung die zunächst verblüffende graduelle Verschiedenheit ausreichend geklärt, die die Samen möglichst gleichgestaltlich gewählter Individuen eines natürlichen Bestandes auch bei gleichzeitiger Ernte und gleicher Fruchtlage rücksichtlich ihrer Fortpflanzungstüchtigkeit aufweisen. Auch das natürliche Verschwinden der Pflanze am gewohnten Standort in freier Natur mag nicht mehr befremden.

Dank der emsigen Arbeit der bestäubenden Insekten war die Samenproduktion der noch zur Fruchtbildung befähigten Individuen, mit der Samenmenge einer geitonogam durchgeführten Kultur verglichen, zum Teil noch sehr groß. Qualitativ allerdings war das Saatgut schon äußerlich wenig gleichwertig und nur in beschränktem Ausmaß zu wuchsfähigen Individuen führend. In der Übersichtstabelle für **A** (S. 42) ist im Kleindruck die jeweilige Samenernte unter die Individuenzahl gesetzt. Eine noch verhältnismäßig reiche Ernte und des öfteren eine recht weitgehende Einschränkung des Fortpflanzungstüchtigen darin geht gleicherweise daraus hervor. Vegetativ waren die Individuen gleicher Herkunft sehr verschieden. Zwischen meist kleinen Pflanzen und Pflanzen mittlerer Höhe gab es hin und wieder ein größeres Individuum, Verzweigung aber sehr selten. Eine Erscheinung, die schon bei den vorausgehenden Versuchen da und dort Schwächung angezeigt hatte, war in diesen Versuchen sehr häufig: die bald früher, bald später eintretende Erschöpfung des Hauptvegetationspunktes und die Übernahme des Wachstums durch eine oder mehrere Seitenknospen. Es können hiebei mitunter noch recht stattliche blühfreudige Samenträger heranwachsen, und dies neben Kümmerlingen verschiedenen Grades.

Phänotypisch waren die Pflanzen Wiesenform. Das zugespitzte Laubblatt, das bei **A** in sämtlichen, bei **B** in zwei Gruppen geitonogamer Kultur vereinzelt noch Ackerformeinfluß verraten hatte, war auch noch, öfter bei **A** als bei **B**, bei einzelnen Nachkommen allogamer Freizügigkeit zu sehen. Im großen und ganzen liegt in Wuchsform und Blütezeit die Wiesenform vor.

Die aus den geschilderten Bestäubungsversuchen durch vergleichende Prüfung der Autergie gewonnenen Erfahrungen sind auf das phyletische Verhalten der beiden Formen in freier Natur übertragbar. Es ist demnach neben der für die Wiesenform des Klappertopfs längst erwie-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 12a.

A

F_{10}

F_6 182 **57** (240 Samen)
- 16 (12) (51 Samen)
  - 0
  - 0
- 30 (21) (228 Samen)
  - 42 (27) (88 Samen)
  - 1 (29 Samen)
- 23 (18) (265 Samen)
  - 13 (10) (358 Samen)
    - 152 (100) (229 Samen)
    - 26 [2] (772 Samen)
  - 23 (19) (239 Samen)
- F_2 44 **22 (20)** (62 Samen)
  - 0
  - 3 (177 Samen)
  - 57 (25) (30 Samen)
  - F_3 **8 (7)** (79 Samen)
    - 4 (234 Samen)
    - 45 (14) (34 Samen)
    - 5 (143 Samen)
    - [1]
    - 2 (95 Samen)
    - 0
  - 18 (217 Samen)
  - 23 [3] (104 Samen)
  - 1 (104 Samen)
  - 39 (22) (81 Samen)
  - 9 (60 Samen)
  - 3 (230 Samen)
- 2 (162 Samen)

F_7 6 **2** (22 Samen)
- 1 (0 Samen)
  - 0
  - 0
- 6 (123 Samen)
  - 15 (13) (108 Samen)
  - 12 (200 Samen)
- 11 (151 Samen)
  - 8 (205 Samen)
    - 36 (28) (483 Samen)
    - 10 [4] (864 Samen)
  - 19 (233 Samen)

F_8 10 **8 (4)** (107 Samen)
- 0
- 0
- 3 (57 Samen)
  - 2 (161 Samen)
    - 0

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 12b.

B

- F_3
  - F_7 F_3 F_3
    - F_4 10 (7) [1]
      - 3 (2) 8
    - F_5 28 (6)
      - 12 23 (22)
  - F_8
    - F_2 F_3
      - F_2 42 [14 (12)] F_2 35
        - 2 9 23 (15) 16
        - 1 0 15 2 90 (55) 4 [3]
      - F_3 [32 (25)]
        - 3 4
        - 0 0 1 3
    - F_3
      - F_2 F_2 87 [29 (28)] F_2 69 (66)
        - 4 (1) 57 (38) 173 (88) 91 (177)
        - 0 0 29 17 [4]
      - F_3 [47 (25)]
        - 45 11 [2]
        - 8 (4) 13 (12) 5 0
    - F_4 F_2 68 [34] F_3 51 (48)
      - 0 35 (23) 4 (2) 43 (38)
      - 36 (31) 11 (8)
    - F_5 F_2 106 [40 (38)] F_2 34 (29)
      - 0 11 (9) 23 (20) 23
      - 43 (13) 26 42 (36) 3 (2)
      - [5]

C

- F_3 F_2
  - F_2
    - F_2 4 [1]
      - 0 0
    - F_3 6 (3) [2]
      - 0 0
  - F_3 40 [8 (7)] F_2 31 (12) [3]
    - 0 1 68 (59) 21 (20)

D

- F_2 F_3
  - F_2
    - F_2 29 (28)
      - 23 (21) 48 (40)
    - F_3 11 (10)
      - 3 (2) 29
  - F_3 F_2 9 (3)
    - 5 2
- F_2
  - F_3 F_2 2
    - 2 1
  - F_2
    - F_4 17 (15)
      - 43 (32) 5 [1]
    - F_5 3
      - 6 9
  - F_4 F_2 11
    - 7 (6) 2
  - F_6 4 (3)
    - 6 (5) 0
    - 32 (25) 0 [2]
  - F_7 7
    - 79 (33) 9 (8) [3]

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

senen und für die Ackerform nunmehr bestätigten Abhängigkeit der phyletischen Potenz des Individuums von Ort und Zeit seiner Entstehung an der Mutterpflanze und von der Fruchtbarkeit die Art der Bestäubung von wesentlicher Bedeutung. Aber nicht in dem Sinne, als wäre Allogamie an sich für die Erhaltung der Art unbedingtes Erfordernis oder ganz allgemein als die Fortpflanzung fördernder Faktor anzusehen. Hiefür kommt vielmehr ausschließlich und mit verschiedenem Wirkungsgrade die allogame Verbindung von Gonen bestimmter Herkunft in Betracht. So wird die große Mannigfaltigkeit der auf Autergie geprüften, phänotypisch vollkommen gleichen Individuen eines Freilandstandorts durch das an der Mutterpflanze vor sich gehende wechselvolle Zusammenspiel aller für die Embryonalentwicklung maßgebend erkannten Faktoren verständlich.

Von völliger Unwirksamkeit der Bestäubung über die verschiedensten, vom elterlichen Zustand abhängigen Grade des Erfolges konnten durch Bestäubung der Ackerform mit Pollen der Wiesenform schließlich Individuen erzielt werden, deren Eigenleistung alles von den beiden Formen an natürlichem Standort Erfaßbare weit übertrifft. Nach 17- bis 18jähriger Kultur ihrer Nachkommenschaft bei fortgesetzter Selbstung, während welcher der jährliche Abfall die mannigfaltigsten Schwächungsgrade der phyletischen Potenz — unter ihnen die sehr beachtenswerte Zunahme von Seitenlinien aus verzögerter Keimung — geboten hatte, wurde an umgrenztem Standort die Bestäubung freigegeben und die weitere Entwicklung noch durch einige Jahre verfolgt. Phänotypisch waren und blieben die Pflanzen Wiesenform, ihre Mütter aber hatten vor 20 Jahren als Ackerform in Verbindung mit entsprechendem Pollen der Wiesenform die Grundlage zu solch ausgiebiger phyletischen Potenz geschaffen.

Zu weiterer Klärung der allogamen Beeinflussung, die wir durch Bestäubung des vegetativ stärkeren Spätblühers mit entsprechend verwahrtem Pollen des vegetativ schwächeren Frühblühers ziemlich weitgehend erfaßt haben, wäre reziproke Kreuzung notwendig. Die hiezu erforderliche Aufbewahrung von Blütenstaub übers Jahr und die Anwendung bekannter Konservierungsmethoden der Praxis wurde nicht versucht. Wohl aber wurden Nachzügler der Wiesenform mit Pollen der Ackerform bestäubt. Die spärlichen Erfolge konnten keineswegs befriedigen. Etwas

mehr hatten die Ergebnisse der Bestäubung verspäteter Ackerformen mit Pollen der vegetativ stärksten und erst im Hochsommer blühenden seltenen Spätform zu sagen, worüber noch berichtet werden soll.

6. Befruchtung der Spätform mit Pollen von Frühblühern, besonders der Ackerform.

Eine äußerst beschränkte phyletische Potenz dieser seltenen, im Hochsommer blühenden Pflanze war nach früheren Kulturversuchen anzunehmen. Sie wurde endgültig 1927 durch Prüfung der Samenernte aus 14 besonders sorgsam gewählten Individuen des natürlichen Standorts erwiesen: nur zwei ihrer unmittelbaren Nachkommen waren zur Samenreife und zu prüfbarer Eigenleistung gelangt. Bei der Auswahl der Pflanzen und der Samenernte für diese (auf S. 23 besprochene) Prüfung konnten einige Erfahrungen verwertet werden, die sich mit der Samenernte der beiden Vorjahre allmählich eingestellt hatten. So die offenbar sehr geringe Keimkraft der Samen früher Nodien des Fruchtstandes, woraus sich die Notwendigkeit ergab, unter Samenträgern gleicher und bester vegetativer Entwicklung ausschließlich vollreife Vertreter zu wählen. Leider war zu dieser Zeit die Kenntnis von der unter Umständen möglichen Verlagerung der phyletischen Potenz in die Seitenachsen noch nicht gewonnen; daher blieb die Ernte auf den Fruchtstand der Hauptachse beschränkt. Es ist kaum zweifelhaft, daß die Verwertung der Seitenachsen dieser langlebigen, hochwüchsigen Pflanze die in den Versuchen erscheinende Zahl wirksamer Samenträger des Standortes etwas erhöht hätte.

Wie gering diese Zahl ist und wie bescheiden ihr Anteil an der Fortpflanzung bei ungünstiger Entnahme des Saatgutes, kann aus dem Schicksal der ersten Ernte (1925) ersehen werden. Ohne Berücksichtigung von Einzelheiten und der teilweise verwendeten Allogamie ist es, kurz gesagt, dieses:

Von 11 Pflanzen des natürlichen Standortes wurden 343 Samen geerntet. Hieraus entstanden 13 Erstjahrkeimer, darunter 6 Samenträger mit 59 Samen, und 3 Zweitjahrkeimer, Samenträger mit 41 Samen. Keiner der über der Erde erscheinenden Keimlinge — 2 im ersten, 2 im zweiten Jahre — erwuchs aus diesen Samen zu Blüte und Frucht.

Die zu den nun zu besprechenden Versuchen benutzten Individuen sind Zweitjahrkeimer der Ernte 1926. Sie entstammen 15 Pflanzen des natürlichen Standorts. Ihre unmittelbare Nachkommenschaft ist diese (Tab. 13):

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 13.

Individuen	Samenliefernde Fruchtnodien der Hauptachse (In Klammer die Nodienzahl des ganzen Fruchtstandes)	Kapseln	Samen	Geschädigt	Über dem Boden erscheinende Keimlinge im			Daraus erwachsende Pflanzen (In Klammer das Ursprungsnodium) St = Samenträger		
					1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	Erstjahrkeimer	Zweitjahrkeimer	Drittjahrkeimer
Ae.	10 (13)	16	101	5	0	14	2	—	1 (9.) St	2 (7., 9.)
Be.	9 (14)	17	119	22	0	14	3	—	1 (8.) St 1 (10.) 1 (11.) St **1 (14.) St**	2 (8.)
Ce.	10 (10)	17	101	46	0	2	0	—	**1 (5.) St**	—
De.	7 (8)	11	89	0	1	28	5	—	**1 (1.)** 1 (2.) 1 (3.) 1 (4.) **1 (6.)** 1 (7.) St	—
Ee..	9 (17)	16	94	0	0	23	16	—	**1 (4.)** **1 (5.)** 1 (12.) **1 (13.)** 1 (14.) St	1 (4.) 1 (5.) 2 (12.) 6 (13.) 3 (14.) 1 (15.)
Fe..	13 (14)	24	216	20	37	17	2	2 (4.) 11 (6.) 1 St 3 (7.) 9 (8.) 1 St 1 (9.) 2 (10.)	**1 (3.)** **1 (4.)** **1 (6)** **1 (7.)** **1 (13.)** St	1 (7.) St 1 (11.)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ge.	11 (11)	15	115	37	0	15	2	—	1 (2.) St 1 (3.) 1 (5.)	—
He.	6 (8)	6	44	7	1	4	0	—	—	—
Je	6 (6)	9	84	0	0	29	5	—	1 (2.) 1 (4.) } St 1 (5.)	3 (2.) 1 (4.) St
Ke	11 (13)	17	107	10	16	22	2	—	**1 (3.)** 1 (4.) } St 1 (6.) **1 (8.)**	1 (4.)
Le.	9 (10)	16	99	30	0	13	3	—	**1 (6.)** St	—
Me	8 (9)	13	82	11	4	20	0	—	**1 (3.)** **1 (4.)** } St **2 (5.)**	—
Ne.	12 (12)	20	127	3	0	36	11	—	1 (2.) St 1 (6.) 1 (7.) } St **1 (8.)** 1 (9.) 1 (10.) 1 (11.)	—
Oe.	7 (9)	8	58	20	1	4	4	—	**1 (1.)** **1 (3.)** } St	—
Pe.	7 (7)	12	62	21	0	9	0	—	1 (2.) **1 (3.)** } St 1 (4.)	—

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mit wenig Ausnahmen wurden alle Zweitjahrkeimer Samenträger, von den Erstjahr- und Drittjahrkeimern nur je zwei. Die vegetativ besten und fruchtbarsten Nachkommen, die Mutterpflanzen unserer Versuche, sind durch Fettdruck hervorgehoben. Wie ihre Samen entstanden und zu welcher Eigenleistung die daraus erwachsenden Pflanzen gelangt sind, wird im einzelnen zu besprechen sein. Die Samen aller übrigen Individuen, oft in sehr bescheidener Zahl und durchwegs ohne Nachkommenschaft, wurden auto- oder geitonogam hervorgebracht.

Aus dem Vergleich der gesäuberten Samenproduktion dieser 15 Pflanzen natürlichen Standorts mit der Zahl der ans Tageslicht gelangenden Keimlinge und aus dem Vergleich der Keimlingszahlen mit der stets äußerst kleinen oder gar fehlenden Zahl heranwachsender Individuen ergibt sich erneut die geringe Fortpflanzungstüchtigkeit der Spätform. Gleichzeitig ergibt sich die Tatsache, daß hier die Fortpflanzung wesentlich von Zweitjahrkeimern getragen wird. Nur einmal — bei Pflanze Fe — überwiegt Erstjahrkeimung und bei Pflanze Ke nähert sich die Zahl der Erstjahrkeimer der Zahl der Zweitjahrkeimer, aber in beiden Fällen und bei Ke ausschließlich sind es Zweitjahrkeimer, die zu Pflanzen höherer Potenz heranwachsen. Einmal, bei Pflanze Ee, ist die zumeist sehr kleine Zahl der Drittjahrkeimer der Zahl der Zweitjahrkeimer genähert. Erfolgreich sind diese Keimlinge keineswegs. Obwohl die Mitverwertung der Seitenachsen etwa durch wiederholte Ernte und besonders in den bereits erwähnten Fällen geringster Potenz, d. i. bei den Pflanzen Ce, He, Oe, Pe, die Zahl der wirksamen Samen gewiß erhöht hätte, ist aus dem vorliegenden Saatgut immerhin die weitgehende konstitutionelle Verschiedenheit annähernd kongruenter Individuen der freien Natur, die wir bei Wiesen- und Ackerform bereits kennengelernt und weitgehend begründet haben, zu ersehen.

Läßt sich die kleine phyletische Potenz der sehr selten zu wirksamer Selbstbefruchtung befähigten Spätform durch Befruchtung mit Pollen von Frühblühern erhöhen und vergleichsweise durch Prüfung der Autergie der Mischlinge bewerten? Der Beantwortung dieser Frage sind die folgenden Versuche gewidmet.

Hiebei konnten und mußten mit Rücksicht auf die kleine Individuen- und Generationenzahl die bei den Versuchen mit Acker- und Wiesenform füglich entbehrlichen Drittjahrkeimer und gegebenenfalls auch noch spätere Keimer mitberücksichtigt werden. Aus dem gleichen Grunde wurde hier gar bald von der mit allzureichem und oft zwecklosem Topfverbrauch verbundenen unmittelbaren Aussaat auf die Erde von Töpfen abgesehen und mit entsprechend vorgekeimten und daraufhin in Erde pikierten Sämlingen gearbeitet. So konnte die Keimung, ihr Zeitpunkt und der Abfall sicher erfaßt werden.

Die Versuchspflanzen werden im folgenden mit dem Buchstaben der Stammpflanze, dem das Nodium der Herkunft als Index beigefügt ist, bezeichnet. Der Blütenstaub wurde bei allen Versuchen gleich nach der Entnahme verwendet.

1. Blütenstaubspender ist eine sehr große, reichverzweigte Pflanze von Ackerform: 1 Zweitjahrkeimer von A_1 (Seite 19).

C e_5 bestäubt im 7.—9. Nodium, 26. VI.; Ernte: 3 Samen, keine Pflanze.

D e_1 bestäubt im 6.—9. Nodium, 26. VI.; Ernte: 23 Samen, daraus erwachsen 1 Zweitjahrkeimer.
38, 13, **6**

F e_3 bestäubt im 2. u. 3. Nodium am 25. VI.; Ernte: 17 Samen, daraus erwachsen 1 Zweitjahrkeimer.
13, 4, **4**
bestäubt im 7. u. 8. Nodium am 3. VII.; Ernte: 4 Samen, keine Pflanze.

F e_4 bestäubt im 1. Nodium am 25. VI.; Ernte: 3 Samen,
bestäubt im 4.—6. Nodium am 3. VII.; Ernte: 13 Samen, keine Pflanze.

F e_6 bestäubt im 9.—11. Nodium am 25. VI.; Ernte: 37 Samen, erwachsen 1 Zweitjahrkeimer.
20, 7, **3**

F e_7 bestäubt im 4. u. 5. Nodium am 3. VII.; Ernte: 10 Samen, erwachsen 1 Erstjahrkeimer.
145, 34, **5**

F e_{13} bestäubt im 1. u. 2. Nodium am 3. VII.; Ernte: 12 Samen, keine Pflanze.

K e_3 bestäubt im 1. Nodium am 26. VI.; Ernte: 11 Samen, erwachsen 5 Zweitjahrkeimer, darunter 3 Samenträger mit 2 Erstjahrkeimern als Nachkommen;
bestäubt im 5.—7. Nodium am 3. VII.; Ernte: 26 Samen, erwachsen 2 Erstjahrkeimer a und b und 5 Zweitjahrkeimer, keine Samenträger.
a 334, 56, **5** b 18, 4, **3**

K e_8 bestäubt im 1. Nodium am 26. VI.; Ernte: 4 Samen, erwachsen 3 Zweitjahrkeimer a, b und c.
a 0 b 0 c 5, 3, **2**
bestäubt im 5.—6. Nodium am 3. VII.; Ernte: 11 Samen, erwachsen 2 Erstjahrkeimer a und b, 3 Zweitjahrkeimer, Samenträger, davon 2 ohne Nachkommen und 1 Zweitjahrkeimer c. Um die Mitwirkung von Spätkeimern ersichtlich zu machen, sei die Eigenleistung von a, b und c in Tab. 14 genauer dargestellt;
bestäubt im 7. Nodium am 3. VII.; Ernte: 7 Samen, keine Pflanze.

Keine Pflanze erwuchs aus den Samen folgender Individuen und den Blüten ihrer bestäubten Nodien: L e_6 1. Nodium, M e_4 8.—13. Nodium, M e_5 1.—3. Nodium, M e_8 3.—4. Nodium und 5.—7. Nodium, O e_1 3.—5., 6. und 8.—10. Nodium, O e_3 6.—7. und 8.—11. Nodium, P e_3 5.—8. Nodium.

2. Blütenstaubspender ist eine sehr große, reichverzweigte Pflanze von Ackerform: 1 Erstjahrkeimer von A_4 (Seite 19).

Bestäubt wurden am 28. VI. Blüten höherer Nodien von C e_5 und D e_1 und Blüten des 1.—3. Nodiums von D e_6, K e_3 und K e_8. Wirkungslos die Bestäubung von C e_5. Aus der Gesamternte aller übrigen Nodien, 57 Samen, erwuchs nur den 15 Samen von D e_1 und den 6 Samen von D e_6 je eine Pflanze. Jene ist ein Erstjahrkeimer ohne Nachkommen, diese ein Drittjahrkeimer mit einem einzigen zwar samentragenden, aber fortpflanzungsunfähigen Drittjahrkeimer als Nachkommen.

3. Blütenstaubspender ist eine starke Pflanze von Ackerform: 1 Zweitjahrkeimer von A_5 (Seite 20).

Den 32 Samen, die aus der gleichzeitigen Bestäubung (28. VI.) von Blüten unterer Nodien von F e_4 und F e_7, mittlerer Nodien von F e_3 und hoher Nodien von F e_6 hervorgegangen waren, erwuchs keine einzige Pflanze.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 14.

a: 18, 12, **2**	F_2 3j 2, 1, **1**				
	F_3 30, 4, **1**	F_2 3j, 1, 1, **1**			
	F_3 3j 55, 17, **2**	F_2 111, 6, **3**	F_2 3, 0, **1**		
			F_2 3j 3, 0, **1**		
		F_2 3j 62, 12, **2**	F_2 19, 0, **1**		
			F_2 3j 18, 1, **1**		
	F_3 4j 8, 1, **1**				
	F_3 5j 15, 4, **2**	F_2 2, 1, **1**			
		F_2 3j 5, 0, **1**			

352 Individuen, 58 Samenträger, 6 Generationen

b: 21, 14, **3**	F_2 2, 0, **1**				
	F_2 3j 4, 2, **1**	F_2 1, 1, **1**			
		F_2 3j 8, 0, **1**			
	F_3 54, 16, **3**	F_3 2, 0, **1**			
		F_2 33, 3, **2**	F_2 4, 2, **1**		
		F_2 3j 124, 15, **2**	F_2 4, 0, **1**		
			F_2 3j, 0, **1**		
		F_2 4j 2, 2, **1**	F_2 1. 0, **1**		
	F_3 3j 39, 18, **2**	F_2 114, 8, **2**	F_2 3j 4, 1, **1**	F_2 1, 1, **1**	F_2 3j 1, 0, **1**
					F_2 5j 7, 4, **1** ...
		F_2 3j 68, 18, **2**	F_2 25, 1, **1**		
			F_2 3j 14, 4, **1**		
		F_2 4j 6, 0, **1**			

540 Individuen, 109 Samenträger, 7 Generationen

c: 0,	F_1 3, 3, **2**	F_2 1, 1, **1**	F_2 5, 0, **1**
			F_2 3j 15, 0, **1**

24 Individuen, 4 Samenträger, 3 Generationen

4. Blütenstaubspender ist eine starke Pflanze von Ackerform und gleichem Phänotyp wie die vorhergehende: 1 Zweitjahrkeimer aus Seitenachsen von B_3 (Seite 22)[19].

Weder den 13 Samen aus mittleren Nodien von B_{e14} noch aus den 9 Samen der oberen Nodien von E_{e5} erwuchsen Pflanzen, wohl aber bei gleichzeitiger Bestäubung (26. VI.) 1 Zweitjahrkeimer ganz hervorragender Eigenleistung den 4 Samen des 1. Nodiums von E_{e4}. Seine Eigenleistung ist genauer dargestellt in Tab. 15 wiedergegeben.

5. Blütenstaubspender sind 3 unmittelbare Nachkommen einer Pflanze, die als F_2 aus der Befruchtung der Ackerform VII (S. 28) mit Pollen der Wiesenform

[19] B_3 hatte im Bereiche ihrer Hauptachse als Mutterpflanze Af V der Bestäubung mit Pollen der Wiesenform gedient (siehe S. 27).

Tabelle 15.

0, F_1 12, 8, **2**	F_2 8, 7, **3**	F_2 14, 4, **1**			
		F_2 3j 13, 5, **1**	F_2 4, 2, **1**	F_2 1, 0, **1**	
				F_2 3j 3, 2, **1**	
			F_2 3j 4, 0, **1**		
			F_2 4j 1, 1, **1**		
		F_3 88, 40, **3**	F_2 58, 4, **1**		
			F_2 3j 12, 1, **1**		
		F_3 3j 20, 12, **2**	F_2 64, 16, **2**	F_2 15, 12, **2**	F_2 1, 1, **1** / F_2 6, 3, **2**
					F_2 3j 7, 2, **1** / F_2 3, 1, **1**
					F_3 2, 1, **1** / F_2 4, 0, **1**
			F_2 3j 5, 2, **1**		
	F_2 3j 4, 1, **1**	F_2 5, 2, **1**	F_2 2, 1, **1**		
			F_2 3j 3, 1, **1**		
	F_3 32, 19, **5**	F_2 92, 30, **3**	F_2 34, 4, **2**	F_2 4, 2, **2**	
				F_2 3j 2, 2, **2**	F_2 3j 7, 2, **2** / F_2 7, 2, **1**
			F_2 3j 2, 1, **1**		
			F_3 14, 5, **2**	F_2 11, 6, **2**	
			F_3 3j 4, 1, **1**		
		F_2 3j 6, 2, **2**	F_2 4, 2, **2**	F_2 1, 0, **1**	
		F_3 16, 7, **3**	F_3 4, 1, **1**		
			F_3 3j 19, 11, **2**	F_2 1, 0, **1**	
				F_2 3j 4, 3, **1**	
				F_3 1, 0, **1**	
		F_3 3j 1, 0, **1**			
		F_4 2, 0, **1**			
		F_5 1, 0, **1**			
		F_5 3j 3, 0, **1**			
	F_3 3j 7, 1, **1**	F_2 10, 1, **2**	F_2 9, 0, **1**		

657 Indiv., 228 Samentr., 9 Generat.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hervorgegangen war. Phänotypisch stehen die Staubspender der reinen Ackerform sehr nahe.

Die zu bestäubenden Pflanzen der Spätform waren eben im Erblühen; es kamen daher nur untere Nodien in Betracht. Dementsprechend der Erfolg. Von den 76 Samen, die Ce_5, De_1, Fe_6, Me_3 und Me_4 nach Bestäubung mit demselben Pollen hervorgebracht hatten, erwuchs nur den 6 Samen von De_1 ein Zweitjahrkeimer beachtenswerter Eigenleistung: 23, 11, **4**.

Den 39 Samen von Fe_6 erwuchsen 4 Zweitjahrkeimer ohne Nachkommen und den 6 Samen von Me_3 ein Zweitjahrkeimer mit 13 fortpflanzungsfähigen Nachkommen.

Etwas mehr Erfolg hatte der zweite Staubspender, selbst von guter Eigenleistung. Zwar erzielte er im 3. Nodium von De_1 mit 13 Samen nur 2 Zweitjahrkeimer mit **9** fortpflanzungsunfähigen Nachkommen und in Ee_5 mit 20 Samen auch nicht viel Besseres: einen Zweitjahrkeimer mit 16 (auf 2 Generationen verteilten) Nachkommen, wesentlich mehr aber mit den 13 Samen von Me_3. Hier erwuchsen 3 Zweitjahrkeimer a, b und c.
a 79, 19, **5** b 33, 13, **5** c 0

Sehr gering war der Ertrag, der auf zwei Nodien von Ee_5 beschränkten Bestäubung mit Pollen des dritten Blütenstaubspenders. Es erwuchsen den 9 Samen des 3. Nodiums zwei Pflanzen, 1 Zweitjahrkeimer und ein Drittjahrkeimer; jener mit 7 Individuen, 4 Samenträgern in 2 Generationen, dieser mit 12 Individuen, 8 Samenträgern in 3 Generationen.

6. Bestäubung mit Pollen später Blüten der Wiesenform vom natürlichen Standort.

Es wurde in Nodien verschiedenen Ranges von 8 Individuen auf Grund der Bestäubung vom 14., 19. und 21. VI. eine recht ansehnliche Zahl reifer Samen geerntet (180). Die daraus erzielte Nachkommenschaft, auf 3 Individuen beschränkt, ist diese: von den 16 Samen der beiden untersten Nodien von Be_{14} ein Erstjahrkeimer mit 16 Individuen, 10 Samenträgern in 3 Generationen, von den 6 Samen des 4. Nodiums von Me_4 zwei Zweitjahrkeimer, der eine mit 22 Individuen, 5 Samenträgern in 2 Generationen, der andere mit einem einzigen unfruchtbaren Nachkommen als Eigenleistung; und von den 38 Samen der ersten 5 Nodien von Fe_6 zwei Zweitjahrkeimer mit zusammen 7 Individuen, 5 Samenträgern in 2 Generationen als Eigenleistung.

Blütenstaub des natürlichen Standorts vom 25. VI. auf Blüten unterer Nodien von Me_8 und mittlerer Nodien von Me_4 blieb vollkommen wirkungslos.

7. Selbstungen (auto- oder geitonogame Bestäubungen).

Geselbstet in diesem Sinne wurden z. T. die letzten Blüten (10.—26. VII.) und auch Blüten unterer und mittlerer Nodien, wenn im Zeitpunkt der Vollblüte fremder Blütenstaub bestimmter Herkunft nicht in völlig ausreichender Menge zur Verfügung stand. Bei 12 Individuen war der blüteneigene Pollen der letzten Blüten völlig wirkungslos. Zweimal jedoch auch in frühen Nodien: so führte die Selbstung der Blüten des 4. Nodiums von Ke_8 und der ersten 6 Nodien von Me_5 zu keiner Samenbildung. Im übrigen war die Samenernte aus den in Nodien verschiedenen Ranges geselbsteten Blüten unserer 21 Versuchspflanzen — es wurden aus 116 Kapseln 395 gesunde Samen geerntet — nicht unansehnlich. Sehr klein ist dagegen die Zahl der daraus erwachsenden Pflanzen. Für die Beurteilung des Wertes der mütterlichen Spätform bei den durchgeführten Fremdbestäubungen ist ihre Eigenleistung nicht belanglos.

D e_1 von 11 Samen aus dem 12.—15. Nodium (Selbstung 3. VII.) 1 Zweitjahrkeimer:
4, 4, **3**
von 4 Samen aus dem 16.—18. Nodium (Selbstung 10. VII.), 1 Zweitjahrkeimer:
5, 2, **3**

E e_5 von 8 Samen aus dem 12.—15. Nodium (Selbstung 28. VI.), 1 Zweitjahrkeimer, in der Folge 1 unfruchtbarer Drittjahrkeimer.

E e_{13} von 6 Samen aus dem 7.—8. Nodium (Selbstung 10. VII.), 1 Zweitjahrkeimer:
5, 2, **3**
von 10 Samen aus dem 9.—11. Nodium (Selbstung 10. VII.), 2 Zweitjahrkeimer, in der Folge 1 unfruchtbarer Zweitjahrkeimer.

F e_{13} von 13 Samen aus dem 5.—7. Nodium (Selbstung 10. VII.), 1 Zweitjahrkeimer:
6, 3, **3**

K e_3 von 2 Samen aus dem 4. Nodium (Selbstung 3. VII.), 1 unfruchtbarer Zweitjahrkeimer.
von 68 Samen aus dem 8.—13. Nodium (Selbstung 10. VII.), 4 Zweitjahrkeimer, 3 Samenträger; davon 2 ohne Nachkommen, einer mit Eigenleistung:
26, 3, **3**

O e_3 von 9 Samen aus dem 12.—13. Nodium (Selbstung 9. VII.), 1 Zweitjahrkeimer, in der Folge 1 unfruchtbarer Drittjahrkeimer.

Die Möglichkeit der Erhöhung der Fortpflanzungstüchtigkeit der phyletisch so wenig leistungsfähigen Spätform durch Befruchtung mit Pollen früher blühender Typen ist durch die im vorhergehenden zusammengefaßten Versuche erwiesen, gleichzeitig auch — und in noch auffälligerer Weise als bei den Versuchen Acker-Wiesen-Form — die Relativität der Allogamie, die weitgehende Abhängigkeit des phyletischen Wertes der Nachkommen von der Konstitution der Eltern. Von gesunden Samen fehlender Fortpflanzungstüchtigkeit über Pflanzen kaum nennenswerter Eigenleistung erscheint der Wert der erwachsenden Individuen bis zu ganz bedeutender Autergie gesteigert, wenn eine günstige Elternkombination getroffen wurde. Muß aber die in unseren Versuchen als phyletisch am wertvollsten aufscheinende Pflanze mit einer Eigenleistung von 657 Nachkommen in 9 Generationen tatsächlich der Höchstgrad des Erreichbaren sein? Wahrscheinlich nicht. Denn es ist durchaus vorstellbar, daß beispielsweise der hier verwendete Blütenstaub eines hervorragenden Spenders, auf leistungsfähigere Mutterpflanzen übertragen, Individuen von noch höherer Eigenleistung hätte hervorbringen können. In dieser Hinsicht dürfte sich wohl der verwendete Pollen — sein hervorragender Spender ist B_2 der Ackerform (S. 22), die als Mutterpflanze von der Wiesenform be-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

fruchtet worden war — weit besser bewährt haben, wenn er etwa auf Nachkommen von Ke_3 oder Ke_8, vielleicht auch von Fe_7, übertragen worden wäre. Denn diesen drei Mutterpflanzen entstammten Nachkommen mit einer Eigenleistung, die den gefundenen Höchstwert zwar nicht erreichte, aber aus der Fülle geringer oder fehlender Befruchtungserfolge immerhin besonders hervorragten. Es gelang dies mit Hilfe des Blütenstaubes der hiefür meist verwendeten Ackerform A_1, der dem Staub der Ackerform B_3 gewiß nicht gleichwertig ist.

Damit sind die vier Individuen mit Nachkommen bester, wenn auch graduell verschiedener Eigenleistung herausgestellt, und die näheren Betrachtungen der Deszendenz sollen sich wesentlich auf diese vier Fälle beziehen.

Allen Befruchtungserfolgen dieser Versuche gemeinsam ist das fast völlige Zurücktreten von Erstjahrkeimern. Selbst unter den vier besten, eben herausgestellten Mutterpflanzen gibt es in F_1 Erstjahrkeimer nur bei $F\,e_7$, $K\,e_3$ und $K\,e_8$; der Nachkomme von $E\,e_4$ mit höchster Eigenleistung ist ein Zweitjahrkeimer. Generationsfolgen von Erstjahrkeimern sind sehr selten. Im besten Falle bestehen sie etwa aus drei Generationen. Meist und immer wieder wird schon in F_2 jeder Linie die Fortsetzung des Stammbaums von Zweitjahrkeimern, von Drittjahrkeimern, in einzelnen Fällen sogar von Viertjahr- und Fünftjahrkeimern übernommen, von Spätkeimern also, die bei den Versuchen mit der fortpflanzungstüchtigeren Ackerform unbedenklich außer acht gelassen werden konnten. Bei den soeben besprochenen Versuchen sind sie aber für die Erfassung der Autergie einer Pflanze zu wesentlichen Trägern des Stammbaums geworden.

Bezüglich der Rangordnung der Nodien geht schon aus der Übersicht der vegetativ tüchtigsten Nachkommen aus Samen des natürlichen Standorts ein Überwiegen mittlerer und höherer Nodien des Fruchtstandes hervor, und auch die besten Befruchtungserfolge im Versuche lassen sich zumeist auf mittlere Nodien der betreffenden Mutterpflanze zurückführen. Es gibt aber Ausnahmen. Da eine solche den Bestfall der Eigenleistung unserer Versuche betrifft, ist darauf etwas näher einzugehen.

Zunächst ist daran zu erinnern, daß die Rangordnung der Nodien im Blüten- und Fruchtstande der Spätform den Verhältnissen bei frühen Blühern keineswegs völlig entsprechen muß; denn hier fehlen die der Spätform eigentümlichen, in wechselnder Zahl auftretenden Interkalarblätter, in deren Achseln Knospen verschiedenen Entwicklungsstadiums ungestreckt bleiben. Die erste vollentwickelte Blüte der Spätform kann deshalb nicht zum

Gesamtwachstum des Individuums in gleiche Beziehung gebracht und so beurteilt werden wie die erste Blüte des Frühblühers. Wesentlicher aber erscheint mir Folgendes.

Unsere Pflanze bester Autergie ist zwar aus Samen des ersten Nodiums von E e_4, aber nach Bestäubung mit wirksamstem Pollen einer Ackerform erwachsen und kein weiteres Nodium wurde allogam behandelt. Die 22 gesunden Samen der folgenden 7 Nodien sind geitonogam entstanden und fortpflanzungsuntüchtig. Es wird demnach durch besonders wirksame Allogamie die normale Wertordnung der Nodien gestört, und darauf mögen wohl, wenigstens teilweise, jene Erntefälle von natürlichem Standort zurückzuführen sein, wo Wertvolles aus Nodien verschiedener Stellung im gleichen Fruchtstande erwächst. So beispielsweise bei Individuum E e sowohl aus E e_3 als auch aus E e_8. Daß sich aber auf Grund der Eigenleistung der Nachkommenschaft aus Samen gleichen Nodienranges und gleicher Allogamie E e_8 doch noch besser bewährt hat als E e_3, bleibe nicht unerwähnt.

7. Gestaltung und Bewertung der geitonogam entstandenen Nachkommenschaft aus Samen der mit Ackerformpollen bestäubten Spätform.

Der Phänotypus des Kreuzungsproduktes kann im großen und ganzen ebenso charakterisiert werden wie im Falle Ackerform × Wiesenform: kräftiges, vegetatives Wachstum der Mutter gepaart mit beschleunigter Blüte des Vaters. Nur ist die Variationsweite dieses Typus, den viel tiefer gehenden Unterschieden der Eltern entsprechend, größer als bei der Kreuzung Ackerform × Wiesenform. Wie bei dieser kann auch hier von Dominanz der früheren Form gesprochen werden; der erste Eindruck des Kreuzungsproduktes k a n n der Ackerform entsprechen.

Die Ausbildung der Gestalt der Blätter erscheint hier gestört. Von einer einfachen Dominanz des langen und zugespitzten Ackerform-Blattes gegenüber dem elliptischen Blatt der Spätform kann keine Rede sein. Intermediäre Bildungen, also verbreiterte Ackerform-Blätter oder verschmälerte Ellipsen, sind die Regel. Das für die Wiesenform festgestellte und der Ackerform größtenteils fehlende Streben der Blüten, nach vollendeter Anthese die Oberlippe zu heben, fehlt der Spätform vollkommen. Daher die unter der Nachkommenschaft der Kreuzung Spätform × Ackerform äußerst seltene Andeutung der Hebung der Oberlippe. Hingegen sind die dunklen Seitenflecke der Blütenunterlippe der Wiesenform auch der Spätform in verschiedenem Grade eigen. Unter den 44 den Bestäubungsversuchen dienenden Mutterpflanzen fehlten sie nur bei 9, waren bei 10 angedeutet und bei 25 stark ausgeprägt. Nach einer Befruchtung mit der dieses Merkmal völlig entbehrenden Ackerform halten sie sich in kleinem und kleinstem Prozentsatz, nur hin und wieder in den ersten Generationen mäßig erhöht, bis zum

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ende aller Stammbäume. Auf beachtenswerte Ausnahmen wird noch hinzuweisen sein.

Um die Variationsweite von F_1 abzustecken, die von ausgesprochener Vorherrschaft des Ackerformcharakters über mannigfaltige Mischformen zu weitgehender Vorherrschaft der Spätform führt, seien die im vorhergehenden hervorgehobenen vier Individuen vergleichend nach Gestalt und phyletischer Leistung besprochen. Daß hierin ganz klare Wechselbeziehungen bestehen, derart, daß das Vorwiegen der Frühform die Eigenleistung erhöht sowie daß ein Vorwiegen der Spätform die Eigenleistung herabsetzt, sei schon jetzt festgestellt. Allen gemeinsam aber ist neben der schon früher erwähnten Bedeutung von Spätkeimern für die Linienerhaltung die relativ kleine Anzahl von Samenträgern in der oft ansehnlichen Nachkommenschaft.

Im folgenden sind die Samenträger unter der Nachkommenschaft der gewählten Vertreter bester Autergie zusammengestellt, wobei, um gleichzeitig die vegetative Kraft der Pflanzen anschaulich zu machen, die Samenträger auf die Deszendenz der Hauptachse und der samenliefernden Seitenachsen von F_1 verteilt wurden (Tab. 16).

An der Spitze steht Ee_4 mit 228 Samenträgern unter den 657 Nachkommen seiner 8 Folgegenerationen, also ungefähr mit einem Drittel. Die Beschränkung leistungsfähiger Nachkommen auf die erste der in größerer Zahl zwar vorhandenen, aber blütenlosen oder unfruchtbaren Seitenachsen charakterisiert das Individuum neben der schrägen Stellung der Seitenachsen und der stärkeren Streckung der Internodien und der frühen Blüte (8.—18. Juni) als von der Spätform sehr wenig beeinflußte Ackerform.

Es folgen nun 4 Individuen desselben Vaters, 3 von ihnen derselben Freilandmutter Ke entstammend, Ke_3 und Ke_8, und von dieser a und b sogar derselben Fruchtkapsel, und schließlich Fe_7.

Dem Werte nach gebührt von diesen Ke_8b die erste Stelle. Mit 109 Samenträgern unter den 540 Nachkommen seiner 6 Folgegenerationen, also ungefähr einem Fünftel Samenträgern, mit seiner Verzweigungsart und frühen Blüte äußert sich dieses Individuum noch vorwiegend als Ackerform. Aber es zeigt die Ee_4 gegenüber etwas verspätete Blüte (Julibeginn) und noch mehr die Beteiligung von drei Seitenachsenpaaren an der Samenträgerproduktion die stärkere Beeinflussung der Ackerform durch die vegetativ kräftige Spätform.

Noch größer wird dieser Einfluß bei der phänotypisch fast gleichen Pflanze Ke_8a bemerkbar. Von den 352 Nachkommen ihrer 5 Folgegenerationen sind nur 58, also etwa ein Sechstel, Samenträger. Dabei äußert sich die vegetative Kraft der mütterlichen Spätform und die Leistung des dritten Seitenachsenpaares, in welches die phyletische Potenz der Verzweigung vollständig verlagert ist.

Mit verzögerter Blüte (Mitte Juli), länglich-elliptischen Blättern und fünf fruchtenden Seitenachsenpaaren zeigt Individuum Ke_3 einen erhöhten vegetativen Einfluß der Spätform an, und es weist dementsprechend unter seinen auf vier Folgegenerationen verteilten 334 Nachkommen nur 56 Samenträger, also auch nicht mehr als ein Sechstel, auf.

Tabelle 16.

$E e_4 \times Af B_3$

F_1	Hauptachse	91 Samen	1. Seitenachsenpaar	83 Samen	Folgende Seitenachsen blütenlos
F_2	6 Samenträger	137 Samen	6 Samenträger	138 Samen	
F_3	22	395	5	195	
F_4	50	543	37	352	
F_5	18	135	22	230	
F_6	9	106	21	276	
F_7	12	179	6	204	
F_8	8 ,,	58	5	26	
F_9	—	—	1 ,,	8	

228 Samenträger mit 2992 Samen

$K e_8 b \times Af A_1$

F_1	Hauptachse	113 Samen	1. Seitenachsenpaar	67 Samen
F_2	11 Samenträger	487 Samen	2 Samenträger	212 Samen
F_3	19	704	12	198
F_4	40	402	4 ,,	45 ,,
F_5	9	78	—	—
F_6	1	108	—	—
F_7	4	54 ,,	—	—

F_1	2. Seitenachsenpaar	22 Samen	3. Seitenachsenpaar	16 Samen
F_2	1 Samenträger	44 Samen	1 Samenträger	30 Samen
F_3	1	9	2	46
F_4	—	—	2	7
F_5	—	—	—	—
F_6	—	—	—	—
F_7	—	—	—	—

F_1	4. Seitenachsenpaar	7 Samen
F_2	0 Samenträger	
F_3	—	
F_4	—	
F_5	—	
F_6	—	
F_7	—	

109 Samenträger mit 2424 Samen

$K e_8 a \times Af A_1$

F_1	Hauptachse	93 Samen	1. Seitenachsenpaar	33 Samen
F_2	9 Samenträger	643 Samen	0 Samenträger	
F_3	20	402	—	
F_4	20	405	—	
F_5	4	23	—	

F_1	2. Seitenachsenpaar	45 Samen	3. Seitenachsenpaar	24 Samen
F_2	0 Samenträger		3 Samenträger	228 Samen
F_3	—		2 ,,	11 ,,
F_4	—		—	—
F_5	—		—	—

58 Samenträger mit 1712 Samen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

$K e_3 \times Af A_1$

F_1	Hauptachse	85 Samen	1. Seitenachsenpaar	74 Samen
F_2	12 Samenträger	685 Samen	7 Samenträger	257 Samen
F_3	17	192	4	46
F_4	1	3	1	32
F_1	2. Seitenachsenpaar	77 Samen	3. Seitenachsenpaar	35 Samen
F_2	2 Samenträger	127 Samen	3 Samenträger	240 Samen
F_3	—		8	97
F_4	—		—	
F_1	4. Seitenachsenpaar	22 Samen	5. Seitenachsenpaar	22 Samen
F_2	1 Samenträger	25 Samen	0 Samenträger	
F_3	—		—	
F_4	—		—	

56 Samenträger mit 1704 Samen

$F e_7 \times Af A_1$

F_1	Hauptachse	48 Samen	1. Seitenachsenpaar	37 Samen
F_2	1 Samenträger	53 Samen	3 Samenträger	130 Samen
F_3	4	79	2	28
F_4	—		—	
F_1	2. Seitenachsenpaar	8 Samen	3. Seitenachsenpaar	8 Samen
F_2	1 Samenträger	43 Samen	1 Samenträger	12 Samen
F_3	—		—	
F_4	—		—	
F_1	4. Seitenachsenpaar	6 Samen	5. Seitenachsenpaar	16 Samen
F_2	1 Samenträger	28 Samen	2 Samenträger	38 Samen
F_3	2	37	—	
F_4	—		—	

F_1	6. Seitenachsenpaar	14 Samen
F_2	2 Samenträger	62 Samen
F_3	4	99
F_4	11	43

34 Samenträger mit 652 Samen

Schon phänotypisch weitgehende Spätform ist $F e_7$. Die wenig gestreckten Internodien der Hauptachse, die zwar länglichen, aber ausgesprochen elliptischen Blätter, die weit ausladenden, anfänglich oft ganz abwärts gerichteten und sich allmählich aufrichtenden, selbst wieder verzweigten Seitenachsenpaare, die Interkalarblätter und die streckungsunlustigen ersten Blüten der dichten Ähre schaffen den Eindruck einer Spätform, der vom väterlichen Partner nicht viel mehr als eine allerdings sehr beachtenswerte Beschleunigung im Erblühen (Beginn 5. Juni) vermittelt wurde. Die auf 4 Folgegenerationen verteilten 145 Nachkommen dieser Pflanze enthalten 34 Samenträger, also mehr als ein Viertel, die

Samenproduktion ist jedoch im Vergleich zur Leistung der vorher angeführten Pflanzen recht bescheiden. In der Verteilung der Samenträgerherkunft auf die einzelnen Seitenachsenpaare ist der Zusammenhang der phyletischen Leistung mit dem vegetativen Wachstum sehr ausgeprägt. Erst das sechste Seitenachsenpaar gewährt hier die zur völligen Auswirkung der phyletischen Potenz des Individuums nötige Ruhe.

Die mitgeteilten Zahlen der Samenträger und Samen in den einzelnen geitonogam erzeugten Folgegenerationen lassen gegenüber F_1, und dieser in der Größenordnung jeweilig entsprechend, zunächst eine Steigerung und daraufhin bis zum Ausklingen der Autergie bald verzögert bald plötzlich verschiedene gesetzlose Senkungen erkennen. Meist aber sind die linienerhaltenden Träger phänotypisch unverkennbare Mischlinge der beiden Typen. Reine Formen sind entweder unfruchtbar oder als Samenträger ohne Nachkommenschaft. Mit Sicherheit läßt sich dies in jedem Einzelfall für die sich rascher entwickelnde Ackerform sagen. Wie viele unter den zahlreichen, auf verschiedener Stufe der langsamen Entwicklung eingegangenen Individuen mehr oder weniger reine Spätformen gewesen sind, war nicht feststellbar, ihr Vorhandensein ist aber sicher anzunehmen.

Der Zahl der erzeugten und bei diesen Versuchen vorgekeimten Samen gegenübergestellt — nur sichere Keimer sind gezählt und verwendet —, ist die Zahl der nach Pikierung in Erde ans Tageslicht gelangenden Individuen sehr gering. Dies kann uns nach allen Erfahrungen nicht überraschen und es bestätigt die aus den Versuchen mit unmittelbarer Aussaat auf Erde erschlossene Annahme vom frühen Tode sehr vieler Sämlinge. Unter den ergrünenden Pflänzchen gibt es trotz günstiger Wirtlage genug streckungsunfähige Individuen, späterhin Pflanzen mit kümmerlicher Blüte, Nichtblüher, trotz reichster Blüte unfruchtbare Individuen, endlich Pflanzen mit wertlosen Samen, und dies nicht selten bei recht ansehnlicher vegetativer Entwicklung. Bald früher, bald später und oft plötzlich ist die Generation auf wenige oder auf einen Träger des Stammbaums reduziert. Ihre gestaltliche Variationsweite haben wir vorhin nach beiden Richtungen abgesteckt.

Daneben sind zwei Erscheinungen noch erwähnenswert. Zunächst ist es die Entstehung recht befremdender Typen. Solche ergeben sich, wenn der vegetative Einfluß der Mutter sich nicht durch stärkere Verzweigung und Wiederverzweigung äußert, sondern die Hauptachse bei ansehnlicher Streckung und geringer Verzweigung zu weitgehender Vermehrung von Blattpaaren veranlaßt wird, die der Infloreszenz vorangehen. Dies kann auch eintreten, wenn in der Achsel der Interkalarblätter, deren oft wahr-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nehmbare Knospen meist als gehemmte Blüten deutbar sind, kurzwüchsige vegetative Triebe hervorbrechen.

Verbreiteter und in manchen Generationen fast allgemein ist als zweite Erscheinung die Krümmungstendenz der Seitenachsen und des in seiner Streckung verzögerten Sproßgipfels. Dieser gemahnt mit seiner anfänglichen Abkrümmung und der mit zunehmender Streckung allmählichen Aufrichtung an die oft beschriebenen und geprüften Verhältnisse bei Papaver. Jene finden durch Krümmung und Gegenkrümmung erst allmählich eine Wuchsrichtung, die zwischen der Richtung der schräg aufwärts strebenden Seitenachsen der Ackerform und der fast horizontal ausladenden Seitenachsen der Spätform liegt. Jedenfalls äußern sich hiemit im Laufe der Individualentwicklung des Mischlings weitgehende Inkongruenzen von Teilfunktionen, die bei den Eltern normalerweise harmonisch gegeneinander abgestimmt sind. So könnte etwa die haustoriale Tätigkeit der Spätform dem hormonalen System der Ackerform zeitlich oder quantitativ nicht entsprechen oder umgekehrt die Wuchsstoffproduktion der Spätform nicht der Wasserbewegung der Ackerform. Beide Fälle müßten vorübergehend oder dauernd zu abnormalen Stimmungsänderungen des geotropischen Verhaltens der Sprosse führen.

Zu den im Verlaufe dieser Versuche aufscheinenden abnormen Bildungen gehört auch die allerdings seltene Verbänderung. Nach Maßgabe der Verzweigungsbereitschaft und der gehemmten Ausgliederung der Seitenachsen von wechselnder, manchmal recht ansehnlicher Breite und dementsprechend mit einer wechselnden Zahl dichtgedrängter Blüten im terminalen Schopfe, lieferten die verbänderten Individuen entweder keine oder keimungsunfähige Samen[20].

Als (Seite 44) der Phänotypus des Kreuzungsproduktes Ackerform × Wiesenform besprochen wurde, haben wir festgestellt, daß die aus der Kreuzung herausgezüchtete Wiesenform in ihrer Autergie die aus dem Verhalten von Individuen des natürlichen

[20] Diese durch Vereintwachsen der Hauptachse mit ihren Seitenzweigen (Goebel 1923, I. C. Schoute 1936) entstehende Bildung wurde von mir auch einmal am natürlichen Standort der Spätform gefunden. Unter den erst kürzlich von E. Küster (1952) zusammenfassend dargestellten Bedingungen, die als Veranlasser oder Förderer dieser abnormen Gestaltung in Betracht kommen, könnte bei *Alectorolophus* dem Ernährungsfaktor einige Bedeutung zugesprochen werden. Mangelnde Eigenleistung enthebt uns der Stellungnahme zu der seit De Vries (1903) mehrfach und meist erfolglos angeschnittenen, allerdings von Orland E. White (1916) für bestimmte Nicotianaformen positiv beantworteten und (1940) sogar zum tierischen Krebsproblem in Beziehung gebrachten Frage nach der Vererbbarkeit der Bildung.

Standorts erschlossenen Leistungen weit zu übertreffen vermag. Es müssen demnach von der vegetativ leistungsfähigeren mütterlichen Ackerform Wirkungen vorhanden sein, die mit gestaltlich wirkenden Faktoren des Erbgutes nicht zusammenhängen.

Unter den weit bescheideneren autergischen Leistungen der Kreuzungsprodukte Spätform × Ackerform bietet die Nachkommenschaft von E e_4 mit ihrer ganz beträchtlichen Eigenleistung Anhaltspunkte für die Annahme eines ähnlichen Verhaltens einiger aus dieser Kreuzung hervorgehenden Individuen von ungestörter Ackerform. Individuen reiner Ackerformprägung sind im Stammbaum von E e_4 offenbar zweifachen Charakters: Entweder Abfall, also teils unfruchtbar, teils als Samenträger ohne Nachkommenschaft, wie es der allgemeinen Erfahrung mit reinen Formen bei diesen Versuchen entspricht, oder aber sie übernehmen durch Generationen in ungestörter Prägung, also anzunehmender Reinheit, die Rolle der zumeist als Stammbaumträger in Frage kommenden verschiedengradigen Mischformen. So verhalten sich vor allem die Erstjahrkeimer in F_2 aus der Hauptachse von F_1 der Versuchspflanze E e_4. Es sind raschwüchsige, bescheiden verzweigte, frühblühende Pflanzen von reinster Ackerformtracht. Dieser Eindruck wird durch das vollkommene Fehlen der dunklen Seitenflecke an der Blütenunterlippe noch erhöht. Ihre Autergie erreicht die Leistung der Wiesenform aus Ackerform × Wiesenform bei weitem nicht, aber immerhin Grade, die bei Individuen des natürlichen Standorts niemals anzutreffen sind. Die unabhängig vom gestaltlichen Geschehen eingreifende fördernde Wirkung der Ausgangsverbindung mit der vegetativ weit leistungsfähigeren mütterlichen Spätform darf deshalb hier mit einiger Berechtigung angenommen werden.

Der Besprechung zeitlich möglicher reziproker Kreuzungen, also der Deszendenz der mit Spätform-Pollen befruchteten Ackerform-Individuen, somit von Versuchen, die mit Rücksicht auf den bisher allenthalben wahrnehmbaren, grundlegenden, mütterlichen Einfluß zu fordern sind, seien noch einige Berichte über das Zusammenwirken aller drei Formen unserer Versuchspflanze vorangeschickt.

8. Die Eigenleistung der Verbindung Spätform × Ackerform bei mitwirkender Wiesenform.

In F_5 der geitonogom erzielten Nachkommen von E e_4, dem im vorhergehenden besprochenen Mischling Spätform × Ackerform, gab es in einer Zweitjahrkeimern entstammenden Linie aus gemein-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

samem Samenträger 7 Zweitjahrkeimer gleicher Prägung, darunter 5 Samenträger. Drei davon trugen durch Selbstbefruchtung erzeugte Samen, der vierte Träger solche, die durch Bestäubung mit Pollen von A_4 (siehe S. 19) und der fünfte Träger Samen, die durch Bestäubung mit Pollen von Af VI × Wf 6 B (siehe S. 33) entstanden waren.

Die Deszendenz dieser 5 Samenträger, die im folgenden zusammengestellt und besprochen wird, war von einheitlichem Phänotyp der Ackerform. Sie belehrt uns nicht nur erneut über den Einfluß der Allogamie durch den Vergleich der geitonogam mit der allogam entstandenen Nachkommenschaft gleichen Ursprungs, sondern sie zeigt uns auch gleichzeitig den weitgehenden Unterschied zwischen dem Kreuzungsergebnis mit Pollen von A_4, einem reinrassigen Nachkommen der Ackerform vom natürlichen Standort, und dem Kreuzungsergebnis mit Pollen von Af VI × Wf 6 B, einem späten Nachfahren der Kreuzung Ackerform × Wiesenform.

Der reinrassige Blütenstaubspender war eine sehr starke blüten- und fruchtreiche Pflanze, ein Drittjahrkeimer in F_6 von A_4 mit bescheidenster Eigenleistung: F_7 besteht nur mehr aus 3 kümmerlichen samenlosen Erstjahrkeimern, womit die Linie ihren Abschluß findet.

Der Pollenspender aus der Nachkommenschaft von Af VI × Wf 6 B war gleichfalls eine starke fruchtbare Pflanze und ein Erstjahrkeimer in F_{10} des Mischlings mit von der Ackerform stark beeinflußtem Charakter und etwas höherer Eigenleistung. Seine F_1 bestand aus 3 samenlosen Erstjahrkeimern und 2 samenlosen, aber recht stattlichen Zweitjahrkeimern.

Demgegenüber ist, wie wir der folgenden Tabelle entnehmen, die Eigenleistung der mütterlichen Gruppe noch recht beträchtlich. Sie erfährt durch den Pollen aus Af VI × Wf 6 B eine recht ansehnliche Steigerung, vom Pollen aus A_4 wird sie nicht beeinflußt. Die hier erscheinenden kleineren Zahlen entsprechen ungefähr der Tatsache, daß hier die Nachkommenschaft eines einzigen, in der geitonogamen Reihe hingegen die Nachkommenschaft von 3 Samenträgern vorliegt (Tab. 17).

Wie wir sehen, hatte die Bestäubung mit dem Pollen von Individuen ungefähr gleichen Aussehens und gleicher Eigenleistung keineswegs denselben Erfolg. Dies ist ein erneuter Beitrag zu der schon in früheren Kapiteln festgelegten Tatsache, daß Allogamie an sich zur Hebung der phyletischen Potenz nicht genügt und es vielmehr darauf ankommt, daß entsprechende, einander ergänzende Anlagen bei der Verbindung der beiden Gone zusammentreffen. Die männlichen Gone von A_4 leisteten nicht mehr als die männlichen Eigengone von $E\,e_4$, wohl aber erhöhte die Zufuhr aus Af VI × Wf 6 B die Leistung mindestens auf das Dreifache: dort aus 3 Ausgangsindividuen 38 Individuen mit 19 Samenträgern in 4 Generationen, hier

Tabelle 17.

$E e_4 \times Af B_3$

7 Individuen

F_5	3 Samenträger autogam	1 Samenträger aus $\times A_4$	1 Samenträger aus $\times$ (Af VI $\times$ Wf 6) B
F_6	5 (4)*	5 (2)	12 (9)
F_7	25 (11)	7 (4)	48 (21)
F_8	7 (4)	2 (2)	22 (12)
F_9	1 (0)	—	12 (8)
F_{10}	—	—	7 (2)
F_{11}	—	—	2 (1)
	38 (19)	14 (8)	103 (53)

* Individuen, eingeklammert die Samenträger.

aus 1 Ausgangsindividuum 103 Individuen mit 53 Samenträgern in 6 Generationen. Die Unterschiede mögen kleiner ausfallen, aber keinesfalls mit Rücksicht auf das Verhältnis der Ausgangspflanzen 3 : 1 : 1 verschwinden, wenn man einwenden wollte, daß mit A_4 gerade zufällig das wertloseste, mit Af VI $\times$ Wf 6 B das wertvollste Individuum dieser Fünfergruppe bestäubt wurde. Zur Fremdbestäubung wurden übrigens die beiden schönsten Individuen der Gruppe gewählt.

Der Unterschied in den Leistungen würde noch mehr auffallen, wenn in der Tabelle zusätzlich die Keimbereitschaft der betreffenden Samen zum Ausdruck käme. Hierzu sei ergänzend mitgeteilt, daß in der Nachkommenschaft der autogamen Dreiergruppe und des aus A_4 bestäubten Samenträgers vorwiegend Drittjahrkeimer, in der Deszendenz des aus Af VI $\times$ Wf 6 B bestäubten Samenträgers aber vorwiegend Erst- und Zweitjahrkeimer Stammbaumträger sind.

Mit Rücksicht auf den Erfolg gut getroffener Allogamie bleibe nicht unerwähnt, daß durch diese allogame Verbindung der autogam entstandene Stammbaum von $E e_4$ eine wesentliche Erweiterung erfahren hat: Die aus 657 Individuen, darunter einem Drittel Samenträgern in 9 Generationen, bestehende autogam bewirkte Deszendenz wird um 103 Individuen, zur Hälfte Samenträger, vermehrt und auf 11 Generationen erweitert.

Gestaltlich gleichen diese Individuen durchwegs der Ackerform. Sie übertreffen jedoch durch ihre Zahl, ihre durch Generationen bewahrte Tracht und besonders durch die Keimbereitschaft ihres Saatgutes die aus der geitonogam entstandenen Nachkommenschaft von Individuen natürlichen Standorts gewonnenen Erfahrungen zumeist und oft beträchtlich. Die vegetative Tendenz des mütterlichen Spätformanteils, gepaart mit der beschleu-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nigten Blüte des väterlichen Wiesenform-Anteils darf in dieser Ackerform als besonders wirksam angenommen werden.

Auf Seite 50, 52 wurde von Ergebnissen der Bestäubung einiger Individuen der Spätform mit Pollen von Individuen berichtet, die der Deszendenz einer Kreuzung Ackerform × Wiesenform angehören. Sie sind mit wenigen und recht bescheidenen Ausnahmen im Gegensatz zur eben besprochenen Deszendenz von E e_4 nur unbedeutend. Die Blütenstaubspender, phänotypisch der Ackerform sehr nahestehend, waren als F_2 des Mischlings Af VII × Wf 6 mit kleiner Eigenleistung hervorgegangen. Unter den wenigen mit diesen Pollenspendern aus Individuen der Spätform gewonnenen Pflanzen mußte ein Drittjahrkeimer besonders auffallen, der den neun Samen des dritten Nodiums der Spätform E e_5 entstammt. Von kleinem Wuchs und unverzweigt ist er mit seinen neun der Infloreszenz vorausgehenden Laubblattpaaren und der stark verzögerten Blüte am ehesten als von der Ackerform stark beeinflußte Wiesenform anzusprechen. Sein einziger Nachkomme ist bei Vollkeimung der geitonogam gewonnenen Samen ein Erstjahrkeimer von reiner Wiesenform mit etwas verzögerter Blütezeit.

Die äußerst geringe Eigenleistung dieses Spätformabkömmlings mit Wiesenformprägung hat in den noch möglichen 2 Folgegenerationen ihre Bestätigung gefunden. Sie konnte aber durch einmalige Einführung fremden Pollens zu einer Leistung gesteigert werden, die alles bisher Mitgeteilte in ganz unerwarteter Weise übertrifft. Die Herkunft des Pollens ist folgende: Innerhalb der Nachkommenschaft des autergisch starken Mischlings Af V × Wf 6 standen gleichzeitig mehrere Individuen verschiedener Linien in schönster Blüte. Der aus einer dieser Gruppe gewählte Staubspender hatte, als gute Wiesenform in F_6 einer einem Zweitjahrkeimer von F_3 entstammenden Erstjahrkeimerlinie erwachsen, den Eindruck bewahrter Leistungsfähigkeit erweckt. Seine Eigenleistung war aber eine Enttäuschung. In F_7 gab es keinen Erstjahrkeimer, nur mehr 4 Zweitjahrkeimer; und mit 13 Zweitjahrkeimern in F_8 war seine Autergie erschöpft. — Was nun die Verbindung dieser zwei dem Ausklingen ihrer Linien nahen Individuen zustandegebracht hat, ist in der nun folgenden Tabelle 18 zusammengestellt. Bestäubt wurden die Blüten der wertvollen Blütenstandsmitte. Schließlich konnten aus dem dritten Nodium 12 gesunde Samen und ebensoviel Samen aus dem vierten Nodium geerntet werden. Bei Vollkeimung erwuchsen jenen 7, diesen 5 Pflanzen, durchwegs Samenträger.

T a b e l l e 18.

E e_5 × (Af VII × Wf 6)
3. Nodium: 1 Drittjahrkeimer
× (Af V × Wf 6)

	Aus 12 Samen des 3. Nodiums		Aus 12 Samen des 4. Nodiums		S u m m e
F_1	6 Zweitjahrkeimer	1 Drittjahrkeimer	5 Zweitjahrkeimer		12, 12 Samentr. } 952, 678 Samenträger
F_2	95, 79 Samenträger	9, 8 Samenträger	57, 52 Samenträger		161, 139
F_3	342, 218 } 79 Fl.	9, 6 } 21 Fl.	297, 215 } 31 Fl.		779 (439)
$_4F$	144, 79 } 184 Fl + (2)*	— } 1 Fl. + (1)	307, 220 } 116 Fl. + (2)		(752)
F_5	5, 5 } 55 Fl. + (1)	— } Samentr.	6, 1 } Samentr. 330 Fl. + (1)		(396)
	592 (318)	19 (22)	672 (477)		(2100)

Vom Versuch ausgeschiedene Individuengruppen.

Nach zwei Generationen mußte infolge der großen Nachkommenschaft auf die übliche Betreuung verzichtet werden. Es erwuchsen bereits Individuen der dritten Generation zum Teil aus Samen, die an gut gekennzeichneten Stellen in Längsreihen auf wohlvorbereitete F r e i l a n d b e e t e gesät worden waren. Und so immer wieder in jeder Folgegeneration bis zum Ende des mit 5 Generationen abschließenden Versuches. In der Tabelle sind diese Individuen, deren fernere Leistung begreiflicherweise ungeprüft blieb, mit Fl (Freiland) bezeichnet. Ungeprüft mußten zudem, da in üblicher Weise nicht bewältigbar, bestimmte Individuengruppen der dritten und vierten Generation bleiben. Ihre Samen wurden ganz ausgeschieden und das Vorhandensein einer zwar unbekannten, aber sicheren Nachkommenschaft in der Tabelle durch Beifügung der in Frage kommenden Gruppenzahl in Klammern verzeichnet.

Die in der Tabelle 18 aufscheinende Individuensumme der fünf Generationen gibt demnach keineswegs die volle Autergie dieser Mutterpflanze nach der geschilderten einmaligen Fremdbefruchtung wieder; es fehlen die zum Teil recht zahlreich anzunehmenden Nachkommen der Freilandpflanzen, und es fehlt, was aus den ausgeschiedenen Samen hätte werden können. Trotzdem ist die Individuenzahl, die sich bei Beteiligung des nicht weiter Geprüften gewiß auf der in der dritten Generation erreichten Höhe hätte halten können, eine überaus große, und sie steht in erstaunlichem Gegensatz zu den Erfahrungen, die von mir jemals über die Eigenleistung von Individuen des natürlichen Standorts gewonnen worden sind.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bei diesem Versuch wurden die bisher erzielten zwei autergischen Höchstleistungen unserer früheren Versuche weit übertroffen. Diese Höchstleistungen hinsichtlich der relativen Zahl der Samenträger waren: Af V × Wf 6 mit 1250 Individuen, darunter 625 Samenträger in 18 Generationen, und Af VI × Wf 6 B mit 1552 Individuen, darunter 811 Samenträger in 17 Generationen. Dagegen ergaben bereits die voll erfaßten ersten 3 Generationen des vorliegenden Versuches mit ihren 952 Individuen mindestens 678 Samenträger (einschließlich der Freilandfruchter). Es waren also ungefähr zwei Drittel dieser Individuen Samenträger!

Der Phänotypus der ganzen Deszendenz des Versuches der Tabelle 18 ist eine Wiesenform. Die Pflanzen variieren zwischen Trägern von 5, 6, 7 und 8 Laubblattpaaren vor der Infloreszenz. Sogar sehr frühe Blüher mit nur 4 Laubblattpaaren kommen vor. Neben meist unverzweigten oder mit wenig entwickelten Zweigen versehenen Individuen gibt es da und dort immer wieder Individuen mit einem oder höchstens zwei stärkeren, sogar blühenden Seitenzweigpaaren. Sehr selten dringt die, wie wir erfahren konnten, rezessive längliche und stark zugespitzte Blattgestalt der Ackerform durch.

Die Keimbereitschaft des Saatgutes ist sehr verschieden; es treten Erstjahr-, Zweitjahr-, Drittjahr- und einmal sogar Viertjahrkeimer auf. Als Stammbaumträger bewähren sich nur Erst- und Zweitjahrkeimer.

Erst in der Eigenleistung der Nachkommen der geschilderten Verbindung, deren weiterer Deszendenz bei freier natürlicher Wechselbestäubung eine lebensfähige Zukunft vorausgesagt werden kann, ist die nachhaltige Wirkung des günstigen Zusammentreffens der vegetativen Anlagen später Formen mit der Frühblüte der Wiesenform in vollstem Ausmaße und im Gewande der Wiesenform in Erscheinung getreten. Weder an der phänotypisch wiesenformähnlichen Mutter als Spätformabkömmling noch an dem wiesenformgleichen Vater als Ackerformabkömmling war sie zu erkennen.

9. Reziproke Verbindungen.

Diese Verbindungen mußten auf Fälle beschränkt bleiben, in welchen blühende Individuen der Spätform und der Ackerform gleichzeitig zur Verfügung standen. Bei jener kommen demnach die ersten Blüten besonders geförderter, bei dieser kommt die

Vollblüte verzögerter Individuen in Betracht, wodurch die Beurteilung von Mißerfolg und Erfolg einigermaßen beeinträchtigt wird. Erfolge gab es sehr wenige. Immerhin läßt sich aus einem besonders klaren und erfolgreichen Fall einiges erschließen.

Die zur Bestäubung mit Pollen der Spätform ausgewählte Mutterpflanze von Ackerform, ein am 26. Juni vollerblühtes kräftiges Individuum, gehörte einer Gruppe von Erstjahrkeimern an, die als unmittelbare Nachkommen von 4 sehr starken Zweitjahrkeimern einer Freilandernte erwachsen waren. Der Blütenstaubspender ist ein unmittelbarer Zweitjahrkeimer aus Freilandernte, stark verzweigt mit 5 Paaren von Interkalarblättern vor den am 23. Juni sich öffnenden ersten Blüten.

Die Bestäubung ergab im zweiten und dritten Nodium des Blütenstandes zusammen 10 gesunde Samen, ebenso viele im 5. und 6. Nodium. In den restlichen Nodien blieb sie erfolglos.

Den 10 Samen der tieferen Nodien erwuchsen 4 kümmerliche Erstjahrkeimer ohne Nachkommenschaft, den 10 Samen der höheren Nodien 6 Individuen, unter ihnen 2 gute Samenträger mit zusammen 58 gesunden Samen. Die Eigenleistung dieser Kreuzung Ackerform × Spätform in üblicher Darstellung ergibt folgendes Bild:

21, 9, 5	F_3 3, 1, 2	
	F_3 3j 1, 1, 2	F_2 4, 0, 1
		F_2 3j 19, 0 1
	F_4 1, 1, 2	F_2 3, 1, 1
	F_5 4, 0, 1	

56 Individuen, 13 Samenträger, 5 Generationen.

Durch die auffallend kleine Zahl von Samenträgern in der ziemlich großen Nachkommenschaft, die vorwiegend aus kümmernden, meist nicht zur Blüte gelangenden Individuen besteht, ist die Leistung der vorliegenden Verbindung als eine recht mäßige gekennzeichnet. Nur das durch 5 Generationen bewahrte Auftreten von Erstjahrkeimern, ein bei der Autergieprüfung von Pflanzen der Acker- oder der Spätform kaum anzutreffender Fall, kann vielleicht als besonderer Erfolg gewertet werden. Der Phänotypus der zur Samenbildung befähigten, gut entwickelten Pflanzen ist ausnahmslos der Typus der Ackerform. Eine Beeinflussung des Typus durch die Spätform, wie wir sie bei Übertragung des Ackerformpollens auf Spätformindividuen in verschiedenstem Grade haben feststellen können, war niemals zu erkennen. Immer waren es hochgestreckte, mit wenig schräggestellten Seitenachsenpaaren versehene, frühblühende nicht allzu kräftige Individuen; manchmal

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit 1—2 Interkalarblätterpaaren. Nur die typische Blattgestalt der Ackerform war zumeist gestört; eine Neigung, das ovale, normal zugespitzte Blatt bei bewahrter Länge elliptisch zu runden, war bald mehr, bald weniger festzustellen. Zudem machte sich bei 7 Individuen in verschiedenem Grade, bei 2 Individuen nur angedeutet, der dunkle Seitenfleck der Blütenunterlippe bemerkbar. Mit diesen für die Tracht des Individuums belanglosen Ausnahmen war von väterlichem Einfluß nichts zu sehen, und es hatte durch 4 Generationen den Anschein, es gäbe in unserem Falle überhaupt keinen solchen, oder es wären Träger väterlicher Veranlagung unter den nicht ans Licht gelangenden oder hier kümmernden und vor der Blüte absterbenden Individuen anzunehmen. Einige Kümmerlinge konnten wohl als Miniaturen der Spätform angesehen werden, einwandfrei war jedoch die Annahme hiedurch nicht zu begründen. Da brachte die 5. Generation eine entscheidende Überraschung: Als Zweitjahrkeimer erwuchs ein Individuum mit weit ausladenden, starken und mehrfach verzweigten Seitenachsen, eine spätblühende, zur autogamen Samenbildung allerdings unfähige Pflanze von typischer Spätformgestaltung. Nur die gestörte Ellipse des Blattes verriet noch die mütterliche Herkunft.

Damit war die reziproke Gleichheit der Verbindung Ackerform × Spätform zwar erwiesen, gleichzeitig aber durch diesen Versuch der wesentliche Unterschied aufgezeigt, der bei mütterlicher Inanspruchnahme zwischen beiden Formen besteht. Die Ackerform ist offenbar nicht immer befähigt, Individuen zu vollendeter Entwicklung zu bringen, wenn in ihnen Anlagen der Spätform vorhanden sind, die das vegetative Wachstum intensivieren. Im Gegensatze zur mütterlichen Spätform, die, wie wir zeigen konnten, Individuen von Ackerform mit bester Eigenleistung hervorzubringen in der Lage ist, kann die mütterliche Ackerform für Individuen mit Spätformanlagen fast gänzlich versagen. Sie sind für jene gleichsam nicht tragbar.

Obwohl der gewählte Blütenstaubspender sich als von geringer phyletischer Potenz erwies, ist kaum anzunehmen, daß ein Spätform-Pollenspender stärkerer phyletischen Leistung für die Ackerform tragbarere Nachkommen geschaffen hätte. Durch die gleichzeitige Bestäubung mit Pollen der geschilderten Ackerform wurden zwar im ersten Nodium 8, im zweiten bis vierten Nodium 15 gesunde Samen erzielt, aus denen aber im Laufe von drei Jahren keine einzige Pflanze erwuchs. Eher könnte man sich eine Ackerform vorstellen, die für die Auswirkung von Spätformcharakteren leistungsfähiger wäre als die gewählte Mutterpflanze. Immerhin scheint im Rahmen der gegebenen Verbindungsmöglichkeiten er-

wiesen, daß die Auswirkung von Erbanlagen, die das vegetative Wachstum regeln, von der Samen tragenden Mutter weitgehend abhängen. Ferner zeigt sich dabei, daß die in den vorhergehenden Kapiteln geforderte Vorherrschaft und Nachhaltigkeit mütterlichen Einflusses für die phyletische Potenz der Nachkommenschaft zu Recht besteht.

10. Zur Frage der Verallgemeinerung der Ergebnisse.

Die Prüfung der Eigenleistung (Autergie) hat ergeben, daß bei bester Verfassung und Fruchtbarkeit die Fortpflanzungstüchtigkeit (phyletische Potenz) des Klappertopfindividuums von drei Faktoren abhängt: 1. Vom Ausmaß der Samenproduktion der Mutterpflanze, 2. von der Stellung der Frucht auf ihr und damit vom Zeitpunkt der embryonalen Entwicklung des Individuums innerhalb der Wachstumsperiode der Mutter oder des samentragenden Pflanzenteils und 3. schließlich von der Befruchtungsweise. Allogamie greift nur bei entsprechendem Werte der Partner fördernd ein. Wechselseitige Förderung, Ausschaltung oder Hemmung ist beim Zusammenwirken von Faktoren ungleicher Wirkungsrichtung selbstverständlich und bedarf deshalb keiner weiteren Erörterung. Zur Bewertung der daraus resultierenden Eigenleistung des Individuums hat die Anzahl der ihm entstammenden, durch fortgesetzte Selbstbefruchtung möglichen Generationen und ihr qualitativer und quantitativer Inhalt gedient. Nebstbei wurden der Erschöpfung vorangehende Schwächungserscheinungen herangezogen. Zu diesen ist die verspätete Keimbereitschaft der Samen größtenteils zu zählen.

Die Prüfung der Autergie wurde bei unserer Versuchspflanze durch mannigfache Gegebenheiten begünstigt. Hiefür kommen in Betracht: die Bereitwilligkeit, eigenen Pollen aufzunehmen, die jederzeit mögliche Selbstung, die Größe und leichte Zählbarkeit der Samen und ihr Keimungsjahresrhythmus. Die meist sehr beschränkte, einen starken Abfall zeigende Nachkommenschaft, die aus den keimenden Samen erwächst, sei dabei besonders hervorgehoben. Begünstigend wirkt auch der wahllose Parasitismus der Pflanze. Er erleichtert die Bereitstellung einer einheitlichen Ernährungsgrundlage sehr wesentlich.

Die parasitische Lebensweise ist es aber, die zunächst Bedenken gegen eine Verallgemeinerung der gefundenen Zusammenhänge für alle pflanzlichen Individuen gleicher Lebensdauer aber anderer Verwandtschaftskreise hervorrufen könnte. Eines sei dabei

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schon jetzt zugegeben: die große Wertspannung, die hier der Erfassung des Sachverhaltes sehr entgegenkommt, dürfte dem Parasitismus mit seiner komplexeren Ausgestaltung der vegetativen Lebenssphäre zu danken und bei einer vollständig autotrophen Blütenpflanze mit normaler Bewurzelung nicht so leicht zu fassen sein wie hier bei unserem *Alectorolophus*.

Zusammenfassung.

Eine mehrjährige geitonogam erzeugte Kultur von Individuen der Wiesenform des *Alectorolophus hirsutus* (Lam.) All. (die etwa dem *A. medius* [Rchb.] Schintz u. Thellung entspricht) hatte die Abhängigkeit der Fortpflanzungstüchtigkeit (phyletischen Potenz) vom Entstehungsort des Samens im Fruchtstand und von der Samenmenge ergeben. Es wurde nun die Frage geprüft, welcher Einfluß hiebei der in der freien Natur wohl vorwiegenden allogamen Samenentstehung zukommt.

Als Vergleichsgrundlage für die Beurteilung der Versuchsergebnisse wurde die Eigenleistung der Pflanze (individuelle Autergie) gewählt, worunter wir die Erfassung aller bei ausgeschalteter Fremdbestäubung und fortgesetzter Auto- oder Geitonogamie von einem bestimmten Individuum abstammenden und bis zum Erlöschen des Stammbaumes eingehend verfolgten Generationen verstehen. Sie wird bei unseren Versuchspflanzen durch die stetige Bereitwilligkeit, eigenen Pollen aufzunehmen, durch die relativ bescheidene und abfallsreiche Zahl ansehnlicher Samen, vor allem aber durch ihren strengen Keimungsrhythmus ermöglicht.

Die Prüfung der Autergie von 17 phänotypisch kongruenten Individuen der Wiesenform einer Bergwiese ergab eine weitgehende Mannigfaltigkeit: es haben, von der Individuenzahl und den Samenträgern unter ihnen abgesehen, diese Bergwiesen-Individuen keine, eine einzige und auch bis zu acht Folgegenerationen erreicht. Dies schafft eine allzu schwankende Grundlage für die vergleichende Bewertung eines allogamen Eingriffes. Um eine gesicherte Grundlage dafür zu gewinnen, wurde der Entschluß gefaßt, noch zwei weitere Formen von *Alectorolophus*, eine Ackerform und eine ausgeprägte Spätform, zunächst auf ihre Eigenleistung zu prüfen. Durch eine vergleichende Bewertung dieser beiden und durch den Vergleich mit der Eigenleistung von Kreuzungsprodukten der ge-

wählten Formen sollte dann die allogame Wirkung jeweils erschlossen werden.

Die zweite Form, die blattreichere und stets verzweigte, einige Wochen später erblühende Ackerform (*Alectorolophus arvensis* [Semler] Ronniger), wurde an 9 prüfbaren Nachkommen zweier Haferfeld-Individuen mit 134 und 119 Samen geprüft. Ihre Leistung schwankte zwischen 3 und 7 Generationen. Sie unterscheidet sich aber wesentlich von der Leistung der vorwiegend mit Erstjahrkeimern sich fortpflanzenden Wiesenform durch den Einbau von Zweit- und Mehrjahrkeimern als Träger des Stammbaumes.

Ganz klein war die Zahl autergisch leistungsfähiger Individuen der für meine Untersuchungen ausgewählten dritten Form, der Spätform, die dem stark ausladenden Seitenzweige tragenden *Alectorolophus ellipcticus* (Hauskn.) Schwarz angehört. Hiefür ein Beispiel: Aus 1255 Samen von 14 kongruenten Individuen eines engbegrenzten natürlichen Standortes erwuchsen nur 2 prüfbare Individuen; ihre Leistung ergab 3 und 4 Generationen, Erstjahrkeimer fehlten durchaus.

Diese drei Formen sind zwar keineswegs auf bestimmte Wirte angewiesen, stellen aber doch an die Wasserdurchströmung des Wirtes graduell verschiedene Ansprüche. Zur Ausschaltung aller von der Ernährung abhängigen Variablen — für die Ausgangsindividuen war die Kongruenz des Phänotypus die gegebene Voraussetzung — wurde bei der Heranzucht von Kreuzungsprodukten der Wirt gemäß dem Bedürfnis des anspruchsvolleren Partners der Kreuzung gewählt: Sommerroggen bei der Beteiligung der Ackerform, *Plantago lanceolata* bei der Beteiligung der Spätform. Der Bewahrung des Erbgutes der drei Formen im Rahmen der durch den Wirtswechsel leicht erzielbaren Veränderungen wurde entsprechend den gegenwärtigen Bestrebungen anderer Forscher bei allen Versuchen die nötige Aufmerksamkeit geschenkt.

Erscheinungsgemäß sind Wiesen- und Ackerform Langtagpflanzen, die Spätform ist erscheinungsgemäß eine Kurztagpflanze. Da die ganze Arbeit unter der stillen Voraussetzung begonnen und durchgeführt wurde, tagneutrale Pflanzen zu kultivieren, und weil Versuche zur Feststellung photoperiodischer Reaktionen nicht mehr in Angriff genommen werden konnten, ist der Lichtfaktor mit Sicherheit nicht ausgeschlossen, und seine Beteiligung am Geschehen vielleicht besonders dort möglich, wo Früh- und Spätform zusammenwirken. Weitgehend beeinträchtigt werden die unserer Versuchsgrundlage entspringenden Schlußfolgerungen in der Frage der Fortpflanzungs-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

tüchtigkeit hiedurch aber nicht; davor sind sie durch eindeutige Ergebnisse verschiedener Kombinationen bewahrt. Wohl aber dürften unharmonische Entwicklungsstufen der Individuen aus der Verbindung Spät- mit Ackerform auf verschiedenem Lichtanspruch der beiden Partner beruhen.

Die von Außenfaktoren unbeeinflußbare Ausdehnung der Samenruhe übers Jahr und durch mehrere Jahre schafft Erstjahr-, Zweitjahr-, Drittjahr- und Mehrjahrkeimer in der Nachkommenschaft eines und desselben Individuums. Da mannigfaltige Spätkeimer mit abnehmender autergischer Leistung der Versuchspflanzen und im Fortschreiten des Stammbaumes jedes geprüften Individuums aufscheinen und zunehmen, ist das Vorhandensein von Linien mit bestimmter Samennachreife in der natürlichen Population ausgeschlossen. Der Keimungsrhythmus, durch strenge Wiederholung der jahreszeitlichen Keimperiode nach der Jahreswende gekennzeichnet, ist allen drei Formen in gleicher Weise eigen. Er wird unter nicht näher geprüfter Mitwirkung der Außenbedingungen als notwendige Ausdehnung der geschwächten endogenen Vorgänge gedeutet, die im Sinne Bünnings zur Keimbereitschaft führen.

Unverkennbar ist die Beziehung der Fortpflanzungstüchtigkeit des autogam gewordenen Saatgutes zum Wachstum des Samenträgers. Schon der Vergleich der autergisch besten Leistung der vegetativ bescheidensten der drei Versuchspflanzen, der Wiesenform, mit der weniger günstigen Autergie der vegetativ kräftigeren Ackerform, noch mehr aber der Vergleich der Eigenleistung der beiden Frühformen mit der seltenen und sehr schwachen Eigenleistung der vegetativ starken Spätform offenbaren die bestehende Abhängigkeit des embryonalen Wachstums nach erreichter Keimbereitschaft vom mütterlichen Wachstum im verschieden weit zurückliegenden Zeitpunkt der Befruchtung. So wird auch die phyletische Minderwertigkeit erster Fruchtnodien und der Bestwert im Bereiche späterer Nodien des Fruchtstandes erklärlich und ebenso die im Verlaufe der Kreuzungsversuche immer wieder feststellbare Verschiebung des Bestwertes in die Seitenachsen. Dies wurde besonders in solchen Fällen einprägsam, in denen die im Leben der Spätform basipetal fortschreitende Verzweigung mit einer zunehmenden Leistung der letzten, also tiefsten Seitenachsen

verbunden ist. Daß hiebei Gleichgewichtssysteme der wirkenden und hemmenden Wuchsstoff-Formen im Bereiche des Individuums, wie sie R. Pohl (1952) für die Wachstumsregulationen im vegetativen Leben der Pflanze verantwortlich macht, mit im Spiele sind, ist sicher anzunehmen; der vollendete Embryo des reifenden Samens entspricht zum Teil der ruhenden vegetativen Knospe.

Die auto- und geitonogame Fortpflanzung ist, wie die Prüfung der individuellen Autergie gezeigt hat, bei allen drei Formen in verschiedenem Grade möglich. Ihre stets begrenzte, auf eine ganz bestimmte Zahl von Folgegenerationen beschränkte Leistung macht jedoch für die Weiterexistenz der Pflanze allogame Eingriffe erforderlich, und es war die wohl zunächst ganz allgemein als förderlich anzunehmende Wirkung eines solchen Eingriffes zu prüfen.

Zu dieser Prüfung des Wertes der Allogamie wurden zunächst 8 Individuen der Ackerform mit beachtlicher phyletischer Potenz und einheitlicher phänotypischer Prägung als Mutterpflanzen erwählt und 24 kastrierte Blüten verschiedener Nodien nach und nach mit dem aufbewahrten Pollen von 7 Individuen autergisch geprüfter Linien der Wiesenform belegt. Es ergaben sich dann aus der jeweilig wechselnden kleinen Samenzahl nur 15 auf Leistung prüfbare Verbindungen und davon abgeleitete Stammbäume, bei denen auf die hier unwesentlichen Dritt- und Mehrjahrkeimer verzichtet werden konnte.

Es wurden nun zu demselben Zwecke weiterhin aus einer Zweitjahrgeneration der Spätform mit 39 Samenträgern 22 annähernd kongruente Individuen als Mutterpflanzen erwählt und kastrierte Blüten von 115 Nodien mit gleichzeitig verfügbarem Staube von 7 Ackerform-Individuen geprüfter Linien nach und nach belegt. Es konnten hieraus nur 16 auf Leistung prüfbare Verbindungen aus kleinster Samenernte und davon abgeleitete Stammbäume erzielt werden. Hier durfte man aber auf Mehrjahrkeimer nicht verzichten.

Der allogame Eingriff wirkte sich nach diesen im Verlaufe der vorliegenden Arbeit eingehend geschilderten Versuchen sehr mannigfaltig aus. Bei kleiner, also begünstigender Samenzahl und z. T. auch entsprechender Nodiallage der mütterlichen Blüte war der Wert der erwachsenden Nachkommenschaft sehr verschieden. Es erwachsen 1. zu jeder autergischen Leistung unfähige Individuen, 2. Individuen mit elterngleicher Autergie und 3. Individuen, deren Leistung die elterlichen Grenzen weit und manchmal sehr weit überschreiten. Nur durch diese letzteren, die dem gün-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

stigen Zusammentreffen entsprechend verlanlagter Gone ihre Entstehung verdanken müssen, ist die für die Weiterexistenz des Fremdbefruchters maßgebliche Förderung durch Fremdbestäubung und deren wirksame Beteiligung an der phyletischen Potenz einwandfrei erwiesen.

Worauf das günstige Zusammentreffen und die entsprechende Veranlagung der fördernden Gone (Geschlechtszellen) beruhen mag, kann aus den Versuchen um so weniger erschlossen werden, als Verschiedenheiten der Leistung auch bei Individuen auftreten können, die ein und derselben Frucht entstammen.

Wohl aber läßt der von uns gezeigte Zusammenhang des Wuchsstoffhaushaltes mit der vegetativen Entwicklung unserer Formen eine Bewertung des Kreuzungsproduktes nach seiner äußeren Erscheinung zu. Und diese ist durchaus nicht einheitlich. Sie drückt die Mannigfaltigkeit des Zusammenwirkens der von den zwei elterlichen Gonen übernommenen Anlagen aus und erinnert in den Bestwerten an die Heterosis, für die eine befriedigende Begründung der verschiedenen Wirkung einzelner Gene in verschiedener genetischer Kombination (F. Oehlkers, 1937) gleichfalls fehlt.

Phänotypisch ist die autergisch prüfbare Nachkommenschaft durch Vereinigung mütterlich verstärkten Wachstums mit väterlicher Blütezeit charakterisiert. Auf unterscheidende äußere Merkmale, von denen Blattform, Korollenform und -fleckung nebenbei Beachtung fanden, faktoriell zergliedernd einzugehen, war nicht beabsichtigt und bei dem starken Abfall wohl auch kaum möglich; es genügte die Feststellung der Variationsweite der eben charakterisierten Prägung. Sie ist klein bei der Verbindung Acker- und Wiesenform, sie ist, den tiefergehenden Unterschieden der Entwicklung entsprechend, weit gespannt bei der Verbindung Spät- und Ackerform, und sie läßt daher hier den Zusammenhang des Phänotypus mit der Eigenleistung des Individuums besonders deutlich erkennen.

Alle von mir erarbeiteten Stammbäume zeigen den phyletischen Bestwert der harmonischen Verbindung mütterlichen vegetativen und väterlichen reproduktiven Wirkens. Immer wieder ist es ein besonders günstig ausgestattetes Individuum, auf das die Folgegenerationen zurückgeführt werden können, und immer sind es nach väterlicher oder mütterlicher Richtung abweichende Formen, die Nebenlinien (oft von Schwächungserscheinungen, z. B. der

Verzögerung der Keimbereitschaft, begleitet) von kürzester Dauer schaffen oder denen jede Nachkommenschaft versagt bleibt.

Bei den autergisch leistungsfähigsten Verbindungen verliert sich jedoch in späteren Generationen erscheinungsgemäß der mütterliche Spättyp fast vollkommen und es verrät schließlich im Falle der Kreuzung von Ackerform und Wiesenform die gestaltlich reine Wiesenform, im Falle der Vereinigung von Spätform und Ackerform die gestaltlich reine Ackerform nur durch die erhöhte phyletische Potenz die einstige Mutter.

Werden Gonen von Individuen aus zwei verschiedenen Seitenlinien eines Stammbaumes oder naher verwandter Stammbäume zusammengeführt, so ergibt sich gegenüber der Eigenleistung der Individuen gleicher Aszendenz eine gut ausgeprägte Leistungssteigerung. Und dies nach Maßgabe des erreichten Schwächegrades der betreffenden Linien. Hiebei kann selbst bei fehlender Eigenleistung der gewählten Eltern noch ein merklicher Erfolg erreicht werden. Die getrennt wenig oder nicht wirksamen Anlagen der günstigen Anlagenkombination des Stammbaumbegründers stellen zusammengeführt diese ganz oder teilweise wieder her.

Mit der Freigabe der natürlichen Bestäubung innerhalb der reichen Deszendenz je einer mit Pollen der Wiesenform bestäubten Blüte zweier Geschwister als Mutterpflanzen der Ackerform wurde auf umgrenztem Areal noch nach 18 und 19 autogam gewonnenen Generationen neben Anzeichen der Unwirksamkeit ein die Individuenzahl teils bewahrender, teils vermehrender lebensfreudiger Bestand der Wiesenform erzielt.

Ganz hervorragende Leistungen kann ein allogamer Eingriff schaffen, wenn hiedurch Anlagen aller drei Formen zusammengeführt werden.

So ergab die Einführung von Pollen aus einem durch Wiesenformpollen entstandenen Individuum der Ackerform in die 5. Generation eines durch Ackerformpollen erzielten Spätformabkömmlings eine Verdreifachung der Individuenzahl und ebenso der Samenträger unter ihnen. Sie ermöglichte auch den Fortbestand des 9 Generationen umfassenden Stammbaumes dieses Spätformabkömmlings durch 2 weitere Generationen.

Die Höchstleistung unter allen gewonnenen Erfahrungen bot die Befruchtung eines durch Pollen des Mischlings Acker- × Wiesenform entstandenen Spätformabkömmlings mit dem Blüten-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

staub eines durch Pollen der Wiesenform gewordenen Ackerformabkömmlings. Aus den Samen mittlerer Nodien erwuchs hier eine reiche lebens- und fortpflanzungsfreudige Deszendenz von der Beschaffenheit der Wiesenform. Diese ergab in den autergisch erfaßten 3 Generationen an Individuen und auch an Samenträgern unter ihnen bereits Zahlen, die bei den besten Verbindungen erst in 17 oder 18 Generationen an Individuen nur annähernd, an Samenträgern aber überhaupt nicht erreicht werden konnten.

Der in der reichen Nachkommenschaft der Individuen bester Eigenleistung sich äußernde nachwirkende Einfluß der vegetativ kräftigeren Mutter bei väterlicher Prägung der Deszendenz geht aus den geschilderten Ergebnissen der Zusammenführung kombiniert veranlagter Gone recht einprägsam hervor. Im ersten Fall wurden Pflanzen der Ackerform stark erhöhter, im zweiten Fall Pflanzen der Wiesenform ganz hervorragender phyletischer Potenz aus der Spätform herausgezüchtet.

Lassen sich — dies ist die hier unmittelbar sich einstellende Frage — ebenso wie die Frühformen aus mütterlicher Spätform auch die Spätformen aus mütterlicher Frühform fortpflanzungstüchtig gewinnen?

Da die Aufbewahrung des Pollens übers Jahr nicht erprobt und daher vermieden wurde, konnten nur Spätlinge des Frühblühers als Mütter in Betracht kommen und Vorläufer des Spätblühers als Blütenstaubspender. Völlig erfolglos bei der Verbindung Wiesenform × Ackerform, hatten die Versuche bei der Kreuzung Ackerform × Spätform ein sehr beachtenswertes, klares Ergebnis: Die Ackerform als Mutter hemmte oder verhinderte die Wirksamkeit der zu starker vegetativer Entfaltung führenden Anlagen der Spätform. Hiebei kommt jedoch Metroklinie, an die zunächst gedacht werden könnte, im bescheidenen Stammbaum des durch Pollen der Spätform erzielten Ackerformabkömmlings keineswegs in Frage; denn die väterlichen Spätformanlagen fehlten der Verbindung, wie der Versuch im weiteren Verlaufe zeigte, durchaus nicht[21].

So haben wir die Erhaltung und Hebung der phyletischen Potenz durch einen allogamen Eingriff nicht nur auf das günstige

[21] Sehr entfernt erinnert das Geschehen an die vorgetäuschte Metroklinie, die F. Laibach 1931 bei Bastardierungsversuchen mit Linum-Arten gefunden und beschrieben hat.

Zusammenwirken entsprechender Anlagen, nach reicher Erfahrung über die Heterosis auf Genom und Plasmon verteilt, zurückzuführen, sondern auch auf einen das Leistungsvermögen dieser Anlagen steuernden mütterlichen Einfluß. Er ist es, der bei erreichter reiner Patroklinie die erhöhte Fortpflanzungstüchtigkeit zu bewahren und auch in der reziproken Verbindung Metroklinie vorzutäuschen vermag.

Auf die Frage nach der Fortpflanzungstüchtigkeit unserer Versuchspflanzen übertragen, läßt sich nach diesen Erfahrungen sagen:

Die den drei Alectorolophus-Formen gezogenen Grenzen der Fortpflanzung mit Hilfe der Selbstbestäubung werden durch die Fremdbestäubung nur dann überschritten, wenn hiebei unter Mitwirkung der leistungsteuernden Mutter entsprechende individuelle Anlagen zusammentreffen. Die autergisch nachweisbare Leistungsmannigfaltigkeit der Individuen eines Bestandes in freier Natur ist demnach nicht nur eine Folge verschiedener nodialer Herkunft und Samenzahl, sondern in vielleicht erhöhtem Maße des Wertgrades der wohl kaum je völlig aussetzenden Fremdbestäubung.

In die nodiale Herkunft und in die Samenzahl ist, wie wir zeigen konnten, die Wuchsstoffökonomie des Individuums einzubauen. Sollte der Sinn der Fremdbestäubung nicht auch in der Ergänzung oder Neuschaffung der erschöpften Wuchsstoffreserven des Individuums zu suchen sein?

Literaturverzeichnis.

Bartels, K., 1940: Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften: die Stengellänge und Blütezeit des Leins. Zschr. f. Abst. u. Verbl. 78.

Brieger, F., 1930: Selbststerilität und Kreuzungssterilität. Monogr. aus d. Gesamtgebiet d. Physiologie d. Pflanzen u. Tiere, 21.

Bünning, E., 1944: Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagpflanzen. Biol. Centrbl. 64.

— 1944: Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. Flora 38.

— 1946: Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. Naturw. 33.

— 1948: Weitere Versuche über die Beziehung zwischen endogener Tagesrhythmik und Photoperiodismus. Z. f. Naturforsch. 3 b.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bünning, E., 1948: Die endogene Ruheperiode der Samen. Planta 35.
— 1949: Zur Physiologie der endogenen Jahresrhythmik in Pflanzen, speziell in Samen. Z. f. Naturforsch. 4 b.
— 1952: Über die Ursachen der Blühreife und Blühperiodizität. Zeitschr. f. Bot. 40.
Bünning, E., und Bauer, E. W., 1952: Über die Ursachen endogener Keimfähigkeitsschwankungen in Samen. Zeitschr. f. Bot. 40.
Chabert, A., 1899: Étude sur le genre Rhinanthus L. Bull. herb. Boissier. 7.
v. Denffer, D., 1948: Über die Bedeutung des Blühtermins der Wirtspflanzen von Cuscuta Gronovii Willd. für die Blütenbildung des Schmarotzers. Biol. Zentrbl. 67.
East, E. M., 1929: Self-sterility. Bibliogr. Genetica 5.
— 1940: The distribution of self-sterility in flowering plants. Americ. Phil. Soc. Proc. 82.
Fagerlind, F., 1936: Die Chromosomenzahl von Alectorolophus und Saison-Dimorphismus. Hereditas 22.
Garner, W. W., et Allard, R. A., 1920: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. of Agricult. Research 18.
— 1923: Further studies in Photoperiodism the response of the plants to relative length of day and night. Ebenda 23.
Goebel, H., 1923: Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena.
Harder, R., 1937: Blüte und Blühen als Gegenstand neuerer physiologischer Untersuchungen. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. III. F. H. 18.
— 1946: Über photoperiodisch bedingte Organ- und Gestaltbildungen bei den Pflanzen. Naturwiss. 33.
Harder, R., und Gümmer, G., 1942: Weitere Beobachtungen über Fernbeeinflussung der Blattform und der photoperiodischen Bedingungen. Biol. Centrbl. 62.
— 1948: Über die untere kritische Tageslänge bei der Kurztagpflanze Kalanchoe Bloßfeldiana. Planta 35.
Harder, R., und v. Witsch, H., 1940: Wirkung von Photoperiodismus und Yarovisation auf die Blütenbildung von Kalanchoe Bloßfeldiana. Gartenbauwissensch. 15.
Härtel, O., 1941: Über die Ökologie einiger Halbparasiten und ihrer Wirtspflanzen. Ber. D. Bot. Ges. 59.
Heinricher, E., 1902: Die grünen Halbschmarotzer IV. Jahrb. wiss. Bot. 37.
— 1903: Kritisches zur Systematik der Gattung Alectorolophus. Jahrb. wiss. Bot. 38.
— 1910: Die grünen Halbschmarotzer VI. Jahrb. wiss. Bot. 47.
— 1917: Zur Physiologie der schmarotzenden Rhinantheen, besonders der halbparasitischen. Naturwiss. 5.
— 1922: Methoden der Aufzucht und Kultur parasitischer Samenpflanzen. Abderhalden, Handb. d. biol. Arbmeth. Abt. 11, 2.
Huber, B., 1937: Methoden, Ergebnisse und Probleme der neueren Baumphysiologie. Ber. D. Bot. Ges. 55.
Janchen, E., und Neumayer, H.: 1944: Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. II. Österr. Bot. Zeitschr. 93.

Johnson, L. P. V., 1935: The inheritance of delayed germination in hybrids of Avena fatua and A. sativa. Canad. J. Res. 13.
Kaserer, H., 1945: Der Einfluß des Fruchtbereiches auf die Entwicklung der Keimpflanze. Biolog. Gen. 18.
— 1948: Die Beeinflussung der Samen der Kulturpflanzen durch Auslese und Ernteverfahren. Die Bodenkultur, 2.
Kempton, I. H., 1936: Modification of a Mendelian ratio in maize by pollen treatments. J. Agricult. Res. Washington 52.
Kostytschew, S., 1922: Über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. Ber. D. Bot. Ges. 40, und 1924: Beih. z. Bot. Centrbl. 40, 1.
Kribben, F. J., 1951: Die Blütenbildung von Orobanche in Abhängigkeit von der Entwicklungsphase des Wirtes. Ber. D. Bot. Ges. 64.
Kuhn, E., 1940: Physiologie und Vererbung der Selbststerilität bei Blütenpflanzen. Naturwiss. 28.
Küster, E., 1952: Über die Verbänderungen. Ber. D. Bot. Ges. 65.
Laibach, F., 1931: Über Störungen in den physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Embryo bei Bastardierung. Zschr. f. Abst.-Verbl. 59.
— 1944—1949: Zur Blütenbildung bei Lang- und Kurztagpflanzen. Ber. D. Bot. Ges. 62.
Laibach, F., und Kribben, F. I., 1950: Die Blütenbildung als photoperiodische Reaktion. Zeitschr. f. Naturf. 5b.
Lang, A., 1942: Beiträge zur Genetik des Photoperiodismus. I. Zschr. f. Abst.-Verbl. 80.
Mansfeld, R., 1940: Verzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen des Deutschen Reiches. Jena.
Melchers, G., und Lang, A., 1941: Weitere Untersuchungen zur Frage der Blühhormone. Biol. Centrbl. 61.
Müller, H., 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig.
Nebel, B. R., and Ruttle, M. L., 1937: Storage experiments with pollen of cultivated fruit trees. J. of Pomol. 14.
Oehlkers, F., 1937: Fortschritte der Bot. VI über 1936, S. 288.
Pohl, R., 1952: Das Wuchsstoff-Hemmstoffproblem der höheren Pflanzen. Naturwiss. 39.
Ruge, U., u. Liedtke, D., 1951: Zur periodischen Keimbereitschaft einiger Malvenarten. Ber. D. Bot. Ges. 64.
Salageanu, N., 1936: Sur l'assimilation chlorophyllienne de l'Euphrasia stricta et du Trifolium pratense. Compt. rend. Soc. de Biol. de Bucarest 121.
— 1936: Determination quantitative des hydrates de carbone dans les feulles de l'Euphrasia stricta comparativement a celles du Trifolium pratense. Ebenda.
— 1937: Sur la nutrition chez les Rhinthacees. Hommages au Teodoresco. Bucuresti.
Sande-Bakhuyzen, H., 1937: Studies on weath grown under constant condition. Food Res. Institute. Stanford Univ. California.
Sartoris, G. B., 1942: Longevity of sugarcane an corn pollen. A method for long distance stripment of sugarcane pollen by airplane. Americ. J. Bot. 29.
Shoute, I. C., 1936: Fasciation and dichotomy. Rec. Trav. Bot. Neerl. 33.
Semler, C., 1907: Alectorolophus-Studien. Allg. Bot. Zeitschr. 13.
De Soó, R., 1929: Sur les characteres morphologiques des genres Melampyrum et Rhinanthus et leur valeur systematique. Bull. Soc. Bot. France. 76.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Sperlich, A., 1919: Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz) ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Sitz.-Ber. Wiener. Ak. d. Wiss., math.-naturw. Kl. I. 128.
— 1919: Über den Einfluß des Quellungszeitpunktes, von Treibmitteln und des Lichtes auf die Samenkeimung von Alectorolophus hirsutus All.; Charakterisierung der Samenruhe. Ebenda.
— 1923: Weitere Untersuchungen über die phyletische Potenz an reinen Linien und Freilandmaterial von Alectorolophus hirsutus All. Zschr. f. Abst. u. Verbl. 32.
— 1925: Die Absorptionsorgane der parasitischen Samenpflanzen. Linsbauer, Handb. Pfl. Anat. 9.
v. Sterneck, J., 1901: Monographie der Gattung Alectorolophus. Abh. Zool.-Bot. Ges., Wien. I., 2.
Toole, E. H., and Coffman, F. A., 1940: Variations and the dormancy of seeds of wild oats, Avena fatua. J. Americ. Soc. Agronomy 32.
Venkataramanan, S. N., 1930: The characters of the cotton boll in relation to its flowering period and position in the plant. Agricult. J. India. 25.
De Vries, H., 1903: Die Mutationstheorie 2. Leipzig.
Werth, E., 1940: Über einige blütenbiologische Untersuchungen in den Alpen. Ber. D. Bot. Ges. 58.
v. Wettstein, R., 1895: Der Saisondimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreich. Ber. D. Bot. Ges. 13.
— 1900: Deszendenztheoretische Untersuchungen I. Denkschr. d. Wiener Ak. d. Wiss., math.-naturw. Kl. 70.
White, O. E., 1916: Studies of Teratological Phenomena in their Relation to Evolution and the problems of Heredity, II. The Nature, Causes, Distribution and Inheritance of Fasciation. Zschr. f. Abst. u. Verbl. 16.
— 1940: The biology of fasciation and its relation to abnormal growth. Acta U. inertn. contra Canc. 5.
Wilcke, J., 1930: Karyologische Untersuchungen an drei Saisonformen des Alectorolophus hirsutus. Öster. Bot. Zschr. 79.
v. Witsch, H., 1950: B-Chromosomen als konstante Bestandteile des Chromosomensatzes von Alectorolophus. Nachr. d. Ak. Göttingen, math.-naturw. Kl.